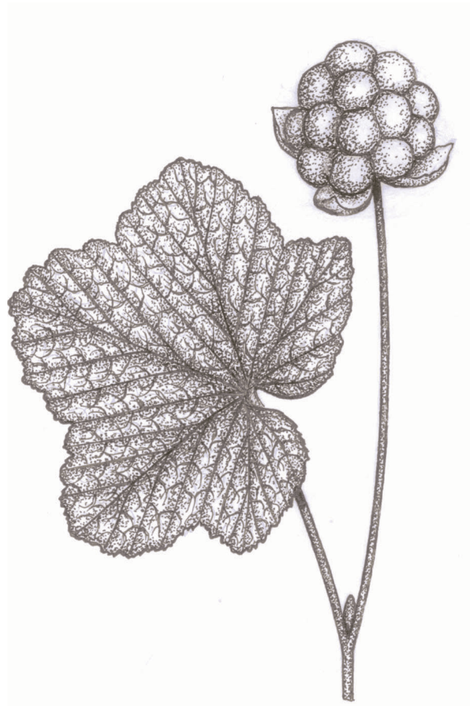
ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА Часть 3

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

ЧАСТЬ 3

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

XII СЪЕЗД
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

Часть 3

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА
ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ
ПАЛЕОБОТАНИКА
КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ
БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

УДК 58

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Флора и систематика высших растений и флористика. Палеоботаника. Культурные и сорные растения. Ботаническое ресурсоведение и фармакогнозия. Охрана растительного мира. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 419 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсоведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Багмет Л.В., Буданцев Л.Ю., Гельтман Д.В., Головнева Л.Б, Дорофеев В.И., Камелин Р.В., Пунина Е.О., Родионов А.В., Смекалова Т.Н., Сысоева М.И., Тимофеева В.В., Шипилина Л.Ю.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008
© Коллектив авторов, 2008

С Е К Ц И Я

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА

НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТАКСОНОМИИ РОДА GOSSYPIUM L. (ХЛОПЧАТНИК)

Абдуллаев А.А., Ризаева С.М., Эрназарова З.А, Клят В.П., Курязов З.Б.

Ташкент, Институт генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз

Цель настоящей статьи – разработка естественной классификации видов рода Gossypium L. на основе анализа литературных данных и результатов многолетних экспериментальных исследований, включающих изучение родственных связей и филогенетического развития таксонов различного уровня. Осветить систематику и свой взгляд на современную классификацию П.Фрикселя (1992).

Анализируя имеющийся в настоящее время литературный материал отечественных авторов, доступной информации о зарубежных исследованиях (Мауера 1954; Фриксел 1969,1992; Валичек 1979; Дариев, Абдуллаев, 1985) а также всесторонние многолетние собственные исследования сотрудников лаборатории мы предлагаем конспект новой классификации, в основу которой положена система Ф.М.Мауера – основоположника работ систематики, эволюции и филогении хлопчатника.

Обоснованием предлагаемой нами системы в дальнейшем изложении послужат результаты морфологических, анатомических, цитологических, генетических, кариологических, биохимических исследований, а также использование географических и экологических критериев.

Род Gossypium L. в предлагаемом нами варианте нового конспекта классификации включает 57 видов, распределенных как у Ф.М.Мауера в три обособленные группы, представляющие собой филогенетические ветви, произошедшие в разное время от одного общего предка. Виды каждого из подродов разбиты по степени родства на секции и подсекции. Состав и объем рода представлен на схеме. В состав рода включены все новые виды не известные Ф.М.Мауеру, найденные в конце XX столетия.

Виды рода Gossypium L. в нашей концепции распределены в 3 подрода (вместо 4-х у Фрикселя, 1992), расположение и название которых соответствуют классификации Ф.М.Мауера (1954). Подрод Eugossypium Tod. объединяет группу диплоидных эндемичных видов Африки, Аравии, Азии и соседних с ними островов, включает 19 представителей (вместо 14 по Фрикселю и 11 – по Мауеру), распределенные нами в 4 секции: Indica и Pseudopambak с 3-мя подсекциями, Triphylla и Serrata, включающих по одному виду – G.triphyllum и G.trifurcatum, соответственно . В секцию Indica мы, в отличии от П.Фрикселя (1992), возвратили секцию Curtiloba Hochr., но в несколько другом составе, оставив здесь G.elenbeckii и G.bakeri, не признанные П.Фрикселем, и включили сюда G.soudanense.

G.soudanense Watt. является до настоящего времени мало изученным и спорным видом. На основании морфологических различий и результатов скрещиваний G.soudanense с G.herbaceum, показывающих его обособленность, Ф.М.Мауер (1954) высказал предположение, что G.soudanense является родоначальником группы африканских хлопчатников и был введен в культуру древними земледельческими народами. Большинство исследователей не признают его самостоятельность, а считают формой G.arboreum (Hatchinson, 1947; Фриксель, 1969; Тер-Аванесян, 1973).

О близком родстве G.soudanense с G.arboreum свидетельствует и отсутствие отличительных признаков в структуре семени, зародыша, частей околоцветника, коробочек, древесины побегов, а также темпы формирования и развития интегументов семяпочек (Коланов, 1986; Клят, Березина, 1997). В то же время кариологические исследования выявили наличие в диплоидном наборе G.soudanense 3-х пар спутничных хромосом, характерных только для этого вида (Жумашев, 1996). Поскольку вопрос остается спорным, считаем правильным поддержать мнение Ф.М.Мауера (1954) и оставить G.soudanense в составе рода в ранге самостоятельного вида.

Что касается G.ellenbeckii и G.bakere, исключенных П.Фрикселем (1969, 1992), то мы вернули их вслед за Ф.М.Мауером в состав рода, признавая спорность и малую изученность и, особенно G.bakeri Watt. Первый из них был собран Элленбеком в 1990–1901 годах в Сомали на плоскогорье Галла в кустарниках. Второй – G.bakeri собран C.N.Baker в 1921 г. в Синде, Карачи и Индии, описан Jomm, без характеристики репродуктивных органов – венчика, плодов и семян в виду их отсутствия. По нашему мнению и предварительным данным G.bakeri, включенный Ф.М.Мауером в род Gossypium L. не является хлопчатником, а относится к роду Senra Cav., хотя морфологически схож со старосветскими видами (Дариев, Абдуллаев, 1985).

В подсекцию Anomala, секции Indica мы включили 3 представителя (вместо 2-х) – G.anomalum, G.barbosanum, G.capitis-viridis. На основании большого сходства 2-х последних видов, Фриксель (1992) признал их одним видом – G.capitis-viridis. Наши данные говорят в пользу самостоятельных обоих видов.

Выделение П.Фрикселем (1992) G.triphylla из подсекции Anomala в самостоятельную монотипную секцию Triphylla (Prokh.) Fryx. считаем правильным. Это единственный вид в роде Gossypium, который имеет тройчатые, сильно рассеченные листья и очень узкий ареал в юго-западной Африке – от Южной Анголы до Намибии и произрастает в крайне засушливых условиях.

В отличие от П.Фрикселя (1992), мы восстанавливаем в подроде Eugossypium секцию Pseudobambak, включая сюда 3 подсекции, 2 из которых – Erecta и Longiloba выделены сравнительно недавно. Подсекция Pseudopambak включает не 7 видов (как у Фрикселя), а 4 (3). Из них 3 – G.incanum,

G.somalense, G.areysanum, G.benadiriense считаем правильным выделить в отдельную подсекцию Erecta (Дариев, Абдуллаев, 1985), на том основании, что они в отличии от других, являются прямостоячими кустарниками 2–3 м высоты, имеющими сильные или слабо 3-х лопастные листья, и аллопатрическое распространение. В подсекции Pseudopambak остаются G.stocksii и 3 новых вида, представленных П.Фрикселем (1992) в последней классификации – G.benadiriense, G.bricchetii и G.vollesenii, не изучавшихся нами. Из литературных данных известно, что G.bricchetii был отнесен Ульбрихом (1912) к роду Cienfuegosia , G.benadiriense описан Mattei, а G.vollesenii описали Воллесен и П.Фриксель в 1987 г. Включение этих видов в подсекцию Pseudopambak основано на ограниченном материале и несет пока условный характер. Подсекция Longiloba Fryx. является монотипной, ее представитель G.longicalyx D.B.Hutch. – лазающий кустарник, произрастающий в более влажных условиях по сравнению с другими видами рода в кустарниковых зарослях Восточной Африки (Судан, Уганда, Танзания). Этот вид был неизвестен Ф.М.Мауеру, так как был описан Hutchinson в 1958 году.

Род Gossypium L.

A Подрод Gossypium Tod.

Секция Indica Tod.

Подсекция Indica Tod.: G.herbaceum L., G.arboreum L.

Подсекция Curtiloba Mauer: G.neglectum (Tod.) Mauer, G.soudanense Watt., G.ellenbeckii (Gurke) Mauer, G.bakeri Watt.

Подсекция Anomala Tod.: G.anomalum Wawra et Peyr., G.barbosanum Phill, G.capitis-viridis Mauer

Секция Pseudopambak Prokh. ampl.m.

Подсекция Pseudopambak (Prokh.) Fryx.: G.stocksii Mast., G.bricchetii (Ulbr.) Vollesen, G.vollesenii Fryx.

Подсекция Erecta Dar. et Abd.: G.incanum (Schwartz) Hillc. G.somalense (Gurke)J.B.Hutch, G.areysianum Defl., G.benadirense Mattei.

Подсекция Longiloba Fryx.: G.longicalyx Hutch et Lee

Секция Triphylla (Prokh.) Fryx.: G.triphyllum (Harv. et al.) Hochr.

Секция Serrata Fryx. sec.now.: G.trifurcatum Vollesen

B Подрод Houzingenia Fryx.

Секция Houzingenia Fryx.

Подсекция Houzingenia Fryx.: G.trilobum Moc.et Seese ex Skovs, G.thurberi

Подсекция Integrifolia Tod.:G.dawidsonii Kell.,G.klotzschianum Anderss

Подсекция Caducibracteolata Mauer: G.armourianum Kearney, G.harknessii Brandg, G.thurneri Fryx.

Секция Erioxyllum (Rose and Standley) Prokh.

Подсекция Selera (Ulbr) Fryx. G.gossypioides (Ulbr.) Standley

Подсекция Erioxyllum: G.aridum (Rose and Standley), G.schwendimanii Fryxell et al.

Подсекция Lobata Dar. et Abd. sec.now.: G.laxum (Rose and Standley), G.lobatum Gentry

Подсекция Austroamericana Fryx.: G.raimondii Ulbr.

C Подрод Karpas Rob.

Секция Magnibracteolata Tod: G.hirsutum L., G.barbadense L., G.darwinii (Watt.)Mauer, G.tomentosum Nutt. ex Seem., G.palmeri Watt.,G.glabrum Lam., G.mustelinum Miers ex Watt.

D Подрод Sturtia (R.Br.) Tod.

Секция Sturtia (R.Br.)Tod.: G.robinsonii F.Muell., G.sturtianum Willis, G.nandewarense (Der.)Fryx.

Секция Hibiscoidea Tod. : G.australe F.Muell., G.nelsonii Fryx., G.bickii Prokh.

Секция Grandicalyx Fryx.: G.cunninghamii Tod., G.timorense Prokh., G.costulatum Tod., G.pulchellum (C.A.Gardner) Fryx., G.exiguum Fryx,Grawen at Stewart, G.pilosum Fryx., G.londondoriense Fryx. et al., G.rotundifolium Fryx. et al., G.enthyle Fryx. et al., G.nobile Fryx. et al., G.marchantii Fryx. et al., G.populifolium (Benth.) F.Muell.

Следующая секция подрода Serrata Fryx. образована П.Фрикселем (1992) для нового вида – G.trifurcatum, найденного в пустынных районах восточного Сомали, описанного Воллесеном (1987) и мало изученного. Он резко отличается от других рода Gossypium L. зубчатыми листьями и, по мнению П.Фрикселя, может принадлежать к роду Cienfuegosia, что должно выясниться при дальнейшем изучении.

Подрод Karpas в системе Ф.М.Мауера (1954) включает 9 американских диплоидных (Д-геномы) и 5 тетраплоидных (дикие и культивируемые) видов Нового Света, распределенных в 2 секции и 3 подсекции. Из состава подрода П.Фриксель (1992) выделил диплоидные виды в самостоятельный подрод Houzingenia Fryx., пополнив их 4-мя ранее не известными видами и образовал 2 новые секции и 3 подсекции. В целом подрод Houzingenia в его классификации включает 13 диплоидных видов распределенных в 2 секции и 6 подсекций. Тетраплоидные виды (2n=52) в составе 5 оставлены в подроде Karpas. Эти изменения являются обоснованными и целесообразными. Возражение вызывает объединение П.Фрикселем (1992) в подсекции Erioxyllum 4-х видов – G.aridum, G.lobatum, G.laxum, G.schwendimanii. На основании ряда отличительных морфологических и анатомических признаков вегетативных и генеративных органов, а также эколого-географических критериев (Абдуллаев и др., 1978) А.С.Дариев и А.А.Абдуллаев (1985) предлагают выделить G.lobatum и G.laxum в самостоятельную подсекцию Lobata Dar.Abd. На основании полученных экспериментальных данных и гибридологического анализа мы предлагаем в ранг самостоятельных видов возвести G.palmeri Watt., G.glabrum Lam., пополняющих подрод Karpas.

В настоящее время подрод Sturtia объединяет в своем составе 17 австралийских видов хлопчатника (у Мауера 10). Несмотря на длинную историю изучения австралийские виды до настоящего времени можно считать мало изученными, за исключением 6 его представителей – G.sturtia, G.nandewarense, G.robinsonii, G.australe, G.nelsonii, G.bickii. Родовая принадлежность многих австралийских видов до середины XX века оставалась неясной, а отдельных представителей, найденных и описанных сравнительно недавно, и до настоящего времени. За основу своей классификации австралийских видов Ф.М.Мауер (1954) условно принял классификацию Todaro (1877), упразднив секцию Sturtia и дополнив секцию Hibiscoidea тремя видами – G.sturtianum Muel., G.bickii Prokh., G.timorense Prokh. Все 10 известных тогда видов описаны им по гербарному материалу, за исключением G.sturtii, который изучался в коллекции живых растений. В состав подрода считаем правильным вернуть G.timorense, признанный Ф.М.Мауером (1954). Подрод значительно пополнен новыми, ранее неизвестными видами, найденными и описанными П.Фрикселем и австралийскими учеными в 1985–1987 гг.

З.А.Эрназаровой (1995) на основе результатов исследований с использованием методов сравнительной морфологии, цитологии, кариологии и отдаленной гибридизации 6 представителей подрода Sturtia выявлена некоторая обособленность G.bickii и на этом основании предложено выделить этот вид в отдельную от G.australe и G.nelsonii подсекцию. Установлено более близкое филогенетическое родство G.sturtianum с G.nandewarense, G.australe с G.nelsonii и обособленность G.robinsonii и G.bickii. Результаты гибридизации подтвердили правильность возведения П.Фрикселем (1992) разновидностей sturtianum и nandewarense в ранг самостоятельных видов.

В заключении следует сказать, что работы по систематике рода Gossypium L. будут продолжаться, а классификация дорабатывается по мере изучения малоизученных и неизученных видов рода Gossypium L., отсутствующих в настоящее время в нашей коллекции.

Литература

Мауер Ф.М. Происхождение и систематика хлопчатника.//Кн. Хлопчатник, Т.1, Ташкент, 1954, 383 с.

Абдуллаев А.А., Лемешев Н.К., Узаков Ю.Ф. Мексиканские виды хлопчатника. Т.: Фан, 1978, 40 с.

Валичек П. Систематика и филогения хлопчатника. Докторская диссертация, Ташкент, 1979, 287 с.

Дариев А.С., Абдуллаев А.А. Хлопчатник (анатомия, морфология, происхождение).Ташкент, 1985, 302 с.

Vollesen, R. The native species of Gossypium (Malvaceae) in Africa, Arabia and Pacistan. Kew Bull 42: 1987, 337–379.

Fryxell P. A classification of Gossypium L. (Malvaceae) Reprinted from Taxon. 1969, 18(5), P. 585–591.

Fryxell P. A revised taxonomlc interpretation of Gossypium L. (Malvaceae)//Rheedea,I992, V. 2(2), P. 108–165.

Hutchinson J.B. Notes on the classification and distubutlon of genera related to Gossypium, New Phytol, V. 40, 1947, N 1, P. 123–141.

Тер-Аванесян Д.В. Хлопчатник. Д.: Колос, 1973.

Коланов У. Изучение диплоидных культивируемых видов хлопчатника в связи с их дифференциацией. Автореферат канд.дисс, 1986, 20 с.

Клят В.П., Березина И.А. Развитие и строение семенной кожуры у представителей рода Gossypium (Malvaceae) // Тр. междунар.конфер. С.-Пб., 1997, С. 70–71.

Жумашев М.М. Кариосистематика внутривидовых таксонов старосветских культивируемых видов хлопчатника. Автореф. канд.дис.,1996, 24 с.

Ulbrich E. Malvaceae africanae novae 5, Cienfuegosia Cav. G.brickeretir Ulbr.sp.nov A.Englier, 1912, Bd.48.55.378–379.

Todaro Aug., 1877–1878, Relazione sulla cultura dei cotoni in Italia seguita da una monografia del genere Gossypium, Roma.

Эрназарова З.А. Межвидовое родство С- геномных хлопчатников и их филогенетические взаимоотношения с Д- геномными видами. Автореферат канд. Дис., 1995, 2 4с.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА GISH ДЛЯ АНАЛИЗА БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГЕНОМОВ ТЕТРАПЛОИДНЫХ И ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ

Амосова А.В., Бадаева Е.Д.

Москва, Институт молекулярной биологии им. В.А.Энгельгардта РАН

Пшеница относится к наиболее древним видам растений, возделывавшихся человеком. Предполагают, что тетраплоидные виды пшеницы впервые образовались около 500 тыс. лет назад, тогда как возраст гексаплоидных форм оценивается приблизительно в 8–10 тысяч лет (Feldman 2001). Твердая и мягкая пшеница являются сложным аллополиплоидами, образовавшимися в процессе естественной гибридизации с последующим удвоением числа хромосом. Образование тетраплоидной пшеницы сопровождалось рядом хромосомных перестроек, в том числе комплексной транслокацией 4A-5A-7B и перицентрической инверсией хромосомы 4A (Naranjo *et al.* 1987; Jiang and Gill 1994; Devos *et al.* 1995), тогда как возникновение гексаплоидных видов не связано с крупными аберрациями хромосомными .

С помощью геномного анализа было выяснено, что один геном является общим для всех пшениц – геном A; у твёрдой и мягкой есть два общих генома (A и B) и, наконец, у мягкой присутствует также геном D. Таким образом, геномная формула однозернянки – AA, твёрдой – BBAA, мягкой пшеницы- BBAADD (Kihara 1975). Предком A-генома полиплоидных пшениц послужил дикорастущий диплоидный вид *T. urartu* (Конарев *et al.* 1974; Dvorak *et al.* 1988). Точный донор B-генома пшеницы до сих пор не найден, однако считается, что из ныне существующих видов злаков наиболее вероятным предком полиплоидной пшеницы является *Ae. speltoides* (Бадаева 2001). Существует множество доказательств, что D-геном мягкой пшеницы был унаследован от дикорастущего вида *Ae. tauschii* (Dvorak et al. 1998).

Геномная гибридизация in situ (GISH) – вариант метода гибридизации *in situ*, разработанный в начале 90-х г.г. для изучения полиплоидных видов растений (Anamthawat-Jonsson *et al.* 1990; Heslop-Harrison and Schwarzacher 1996). В качестве зонда в GISH используют геномную ДНК одного или двух родительских видов (в случае гексаплоидов). Метод широко используется для разделения хромосом разных геномов у полиплоидных видов, а также при анализе межгеномных замещений или транслокаций. GISH оказывается особо информативной в том случае, когда хромосомные перестройки не удается выявить методами дифференциального окрашивания или флуоресцентной гибридизации *in situ.*

GISH успешно используется при анализе гибридов, содержащих неродственные геномы, например ржи и пшеницы. В то же время, его применение для разделения близкородственных геномов, которые в процессе длительной эволюции полиплоида могли приобрести общие последовательности ДНК, является трудновыполнимой задачей (Iqbal *et al.* 2000). В то же время, при исследовании обширной коллекции дикорастущей тетраплоидной *Triticum dicoccoides* методом C-бэндинга было выявлено множество вариантов межгеномных транслокаций хромосом, локализацию точек разрывов которых было сложно идентифицировать по рисункам окрашивания.

Нами была предпринята попытка разработки такой модификации метода GISH, которая позволила бы четко разделить A-, B- и D-геномы пшеница для выявления межгеномных хромосомных перестроек. Суть разработанного метода заключалась в следующем:

Геномную ДНК выделяли CTAB- методом из зеленых листьев и стеблей. ДНК *T. boeoticum* метили биотином (biotin-16-dUTP) с помощью ник-трансляции в соответствии с протоколом фирмы-производителя (Roche,Germany). Для подавления кросс-гибридизации использовали геномную ДНК *Ae.speltoides*, обработанную ультразвуком до получения фрагментов размером около 500 нп.

Для более четкого разделения геномов проводили прианнелинг пробы и пред-гибридизацию препаратов. Пробу готовили следующим образом: меченую геномную ДНК (40нг на 1 хромосомный препарат) и равное количество блокирующей ДНК растворяли в гибридизационной смеси (10% *w/v* декстран сульфат, 50% *v/v* формамид, 1% *v/v* tween, 2xSSC). в общем объеме 15 мкл. Полученную смесь денатурировали при 85ºC в течение 5 минут, быстро охлаждали на льду, а затем инкубировали при 37ºC в течение 2 часов.

Для проведения пред-гибридизации 40нг блокирующей ДНК (на 1 хромосомный препарат) растворяли в гибридизационной смеси в общем объеме 15 мкл, денатурировали при 85ºC в течение 5 минут, а затем быстро охлаждали на льду. Хромосомные препараты денатурировали в растворе формамида (70% *v/v* формамид в 2x SSC) при 74ºC 3 минуты, проводили через серию холодных спиртов и высушивали на воздухе. Подготовленную смесь наносили на препарат, накрывали покровным стеклом и помещали во влажной камере в термостат на 2 часа при 37ºC.

С препаратов удаляли покровное стекло, и при тех же условиях проводили гибридизацию с пробой ДНК, прошедшей прианнелинг.

Через 16–18 часов проводили отмывку хромосомных препаратов и выявление сайтов гибридизации, используя соответствующие системы для выявления биотина и дигоксигенина при помощи антител, конъюгированных с флуоресцеином или Техасским красным.

Затем хромосомные препараты обезвоживали, проводя через серию холодных спиртов, высушивали на воздухе и заключали в DAPI (4',6-diamidino-2-phenylindole), растворенном в концентрации 2mkg/ml в среде Vectashield (Vector laboratories, Peterbough, UK). Препараты анализировали на микроскопе Olympus BX61c использованием CCD-камеры (Cool Snap, USA). Полученные изображения хромосом обрабатывались с помощью Adobe Photoshop

Разработанная модификация метода геномной гибридизации *in situ* (GISH) позволила получить четкое и воспроизводимое разделение близкородственных геномов как в тетраплоидных, так и гексаплоидных видах пшеницы. Метод был использован для анализа межгеномных транслокаций 6A:6B и 1A:6B, выявленных у образцов IG46147 и IG116188 *T. dicoccoides* с помощью C-бэндинга GISH показал, что обе транслокации являются реципрокными. В случае T6A:6B транслокации точки разрывов располагались в середине длинного плеча хромосомы 6A и в коротком плече 6B хромосомы вблизи района вторичной перетяжки. Дистальная часть короткого плеча, включая спутник, была перенесена в длинное плечо хромосомы 6A, а дистальная половина длинного плеча 6A – в короткое плечо 6B хромосомы.

По результатам C-бэндинга было невозможно установить, является ли транслокация 1A:6B реципрокной или же в этом случае произошел однонаправленный перенос фрагмента длинного плеча 6B в короткое плечо 1A хромосомы. С помощью геномной гибридизации *in situ* было показано, что обмен участками хромосом был взаимным, однако в длинное плечо 6B был перенесен лишь небольшой участок хромосомы 1A, тогда как транслоцированный фрагмент в 1A хромосоме составлял свыше 2/3 длины плеча. Таким образом, усовершенствованный вариант метода GISH позволил уточнить структуры перестроенных хромосом в двух вариантах транслокаций и определить точки разрывов на хромосомных плечах.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00302-а).

Литература

Anamthawat-Jonsson K, Schwarzacher T, Leitch A.R., Bennett M.D., Heslop-Harrison J.S. Discrimination between closely related Triticeae species using genomic DNA as a probe //Theoretical and Applied Genetics. 1990. Vol.7: P. 721–728.

Devos K.M., Dubkovsky J, Dvorak J, Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination //Theoretical and Applied Genetics. 1995. Vol. 91. P. 282–288

Dvorak J, Luo M.C., Yang Z.L., Zhang H.B. The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid wheat //Theoretical and Applied Genetics. 1998. Vol.97. P. 657–670.

Dvorak J, Mcguire P.E., Cassidy B. Apparent sources of the A genomes of wheats inferred from polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences //Genome. 1988. Vol.30. P. 680–689.

Feldman M. Origin of cultivated wheat. In: Bonjean A.P., Angus WJ (eds) //The world wheat book A history of wheat breeding. Tec & Doc/Intersept Ltd., Londres-Paris-New York. 2001. P. 3–56.

Heslop-Harrison J.S., Schwarzacher T. Genomic southern and in situ hybridization. In: Jauhar P.P. (ed) //Methods in genome analysis in plants. Boca Ration, CRC Press, New York, London, Tokyo. 1996. P. 163–180.

Iqbal N, Reader S.M., Caligari P.D.S., Miller T.E. The production and characterization of recombination between chromosome 3N of *Aegilops uniaristata* and chromosome 3A of wheat //Heredity. 2000. Vol. 84. P. 487–492.

Jiang J, Gill B.S. Different species-specific chromosome translocations in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support the diphyletic origin of polyploid wheats //Chromosome Research.. 1994. Vol. 2. P. 59–64.

Kihara H. Origin of cultivated plants with special reference to wheat //Seiken Ziho. 1975. № 25–26. P. 1–24

Naranjo T, Roca A, Goicoecha PG, Giraldez R Arm homoeology of wheat and rye chromosomes //Genome. 1987. Vol. 29. P. 873–882.

Бадаева Е.Д. Хромосомный анализ при исследовании происхождения B-(G-) геномов полиплоидных пшениц //Биологические мембраны. 200.Т. 18. С. 216–229.

Конарев А.В., Гаврилюк И.П., Мигушова Э.Ф. Дифференциация диплоидных пшениц по данным иммунохимического анализа глиадина //Доклады ВАСХНИЛ.. 1974. Т.6. С. 12–14.

СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА PINUS L. (PINACEAE ADANS.) НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН

Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Мишанова Е.В.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, chemosyst@list.ru

Род Pinus L., крупнейший в сем. Pinaceae Adans., включает более 110 видов, широко распространенных в умеренной зоне и в горных областях субтропической зоны северного полушария. Как отмечают многие исследователи (Козубов, Муратова, 1986; Орлова, 2000 и др.), пожалуй, ни один род голосеменных не подвергался столь детальному таксономическому изучению и столь многочисленным ревизиям, как род Pinus. Одна-

ко в систематике и филогении рода Pinus остается много нерешенных вопросов. Так, в системе Critchfield, Little (1971) в роде Pinus принято три подрода: Strobus, Pinus, Ducampopinus. Вместе с тем, по мнению ряда авторов (Арефьева и др, 2000) следует признать родовой статус Strobus и Pinus. Остается нерешенным вопрос о систематическом статусе монотипного подрода Ducampopinus. На основании особенностей строения хвои его родовой статус был признан Тахтаджяном (1956), Бобровым (1983), Орловой, Аверьяновым (2004). Другие исследователи (Critchfield, Little, 1971; Frankis, 1988) не подтверждают самостоятельности этого рода. По данным изучения рибосомальной ДНК (последовательность ITS) Pinus krempfii располагается внутри секции Strobus, по мтДНК вид кластеризуется с P. gerardiana (Zhang, Li, 2004). На биохимические признаки были исследованы 55 видов, представляющие все 3 подрода (по Critchfield, Little, 1971). Это 1 вид подрода Ducampopinus (P. krempfii), в подроде Pinus исследовано 3 вида секции Ternatae и 34 вида из секции Pinus. В подроде Strobus исследовали 14 видов секции Strobus и 3 вида секции Parrya. На электрофоретические свойства глобулинов семян исследовали 28 видов подрода Pinus и 18 видов подрода Strobus. Основная часть компонентов электрофоретического спектра глобулинов видов рода Pinus располагается в диапазоне молекулярных масс от 15 до 150 кДа. Характер спектра многокомпонентный, количество компонентов более 20. Для всех исследованных видов рода характерно наличие основного мощного компонента в области 19 кДа. В большинстве случаев, за исключением P. halepensis, P. pinaster (подрод Pinus, секц. Pinaster) и P.gerardiana (подрод Strobus, секц. Gerardianae) характерно также присутствие компонента 44 кДа. Разнообразие видов рода по электрофоретическому спектру глобулинов проявляется в основном за счет различий в группе компонентов 28–32 кДа и за счет присутствия или отсутствия минорных компонентов в различных частях спектра. На основании электрофоретических данных с помощью программы PAST ver.1.67 (Hammer et al., 2001) была построена дендрограмма методом ближайшего связывания NJ, дающая возможность комплексно оценить степень сходства между исследованными видами рода Pinus. Для анализа бинарных данных присутствия/отсутствия компонентов одинакового веса использовалась мера сходства Кульчинского (Hammer et al., 2001). За исключением P. halepensis, P. pinaster, P. massoniana большинство видов подрода Pinus располагаются в одном большом кластере. Второй большой кластер имеет более сложный состав. Здесь присутствуют представители подрода Strobus. Компактно расположены в этом кластере и очень близки P. taeda, P. sabiniana, P. patula (подрод Pinus). Еще один более отдаленный от двух больших кластеров, меньший по числу видов кластер, объединяет виды подрода Strobus: P. strobus, P. ayacahuite, P. strobiformis и P. parviflora (секция Strobus) и P. bungeana (секция Parrya). По электрофоретическим данным самым удаленным в подроде Pinus являются P. massoniana, P. pinaster, P. halepensis. Самый обособленный вид в подроде Strobus – P. sibirica.

Для оценки филогенетических отношений в роде Pinus использован метод двойной имунодиффузии в геле агарозы в 2-х вариантах: на пластинках и крестом (модифицированный вариант, Арефьева и др., 2000). Для этой цели использовали две антисыворотки, полученные к альбумино-глобулиновой фракции белков семян P. sylvestris (подрод Pinus) и P. sibirica (подрод Strobus). Исследованы 43 вида рода из подродов Pinus и Strobus. Установлено, что виды подрода Pinus на антисыворотку к белкам P. sylvestris дают в основном гомологичную реакцию. Представители подрода Strobus на антисыворотку к P.sylvestris дают реакцию только частичной идентичности. Качество этих реакций резко отличается в худшую сторону от тех реакций частичной идентичности, которые дают некоторые представители подрода Pinus (P. massoniana, P. contorta, P. canariensis, P. ponderosa). Виды подрода Strobus на антисыворотку к белкам P.sibirica на пластинах дают мощную однокомпонентную реакцию, близкую к гомологичной. В реакциях модифицированным «крестом» обнаруживаются четкие различия между P. sibirica и остальными исследованными видами подрода Strobus, что проявляется в хорошо выраженной реакции частичной идентичности. Виды подрода Pinus в реакциях на пластинках и модифицированным «крестом» с антисывороткой P. sibirica (подрод Strobus), хотя и дают четко выраженные реакции частичной идентичности, но качественно отличаются от реакций видов, относящихся к подроду Strobus. Иммунохимические исследования, однозначно свидетельствуют о существенных различиях между подродами Pinus и Strobus. Следует также отметить, что P. sibirica иммунохимические не только резко отличается от исследованных видов подрода Pinus, но существенно отличается и от других видов подрода Strobus, за исключением вида P. parviflora.

Исследовали аминокислотный состав 30 видов из всех 3-х подродов Pinus (один вид из Ducampopinus, 15 – из подрода Pinus и 14 – из подрода Strobus). Из данных следует, что аминокислотный состав семян видов стабилен внутри секции и подродов, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициента вариации (V%), но четко различают подроды по этой характеристике по содержанию отдельных аминокислот. Так, содержание аргинина в подроде Strobus составляет 18,6%, Ducampopinus – 20,5%, в подроде Pinus -21,8%, а содержание глютаминовой кислоты – 19,4%, 17,4% и 15,8% соответственно, что существенно превышает вариабельность по содержанию этих аминокислот внутри подродов. Таким образом, полученные данные поддерживают представление ряда авторов (Бобров, 1983; Орлова, Аверьянов, 2004 и др.) о целесообразности разделения рода Pinus s.l. на три сепаратных рода: Ducampopinus, Pinus и Strobus, поскольку аминокислотный состав семян в первую очередь характери-

зует родовой статус таксонов (Семихов, Новожилова, 1982; Семихов и др., 2007). Расчет обобщенного статистического расстояния показывает хорошо выраженную гетерогенность в роде Pinus. И хотя все подроды Pinus s.l. четко отличаются и от других исследованных родов семейства (самый близкий к подроду Pinus – род Tsuga имеет обобщенное статистическое расстояние – 3,30, к подроду Strobus – род Cedrus – 2,40), степень различия между подродами Pinus и Strobus имеют степень различия -4,10. Т.е., подроды Pinus и Strobus различаются больше между собой, чем с общепризнанными родами (Cedrus, Tsuga и др.). Дендрограмма иерархической кластеризации подтверждает существенные различия между осбуждаемыми подродами (Семихов и др., 2007), что в принципе, согласуется и с иммунохимическими и с электрофоретическими данными, обсужденными выше.

Работ выполнена при поддержки гранта РФФИ № 05-04-48591.

Литература

Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махин П.В. Иммунохимическое исследование рода Pinus и его взаимоотношений с другими родами семейства Pinaceae Lindl. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 2000. Вып. 179. С. 126–132.

Бобров Е.Г. О межродовой гибридизации в сем. Pinaceae // Ботан. журн. 1983. Т.68. №7–8. С.857–865.

Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные. Л., Наука. 1986. 192 с.

Орлова Л.В. Сосны России (систематика и география): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С – Петербург, 2000. 20с.

Орлова Л.В., Аверьянов Л.В. О систематическом положение Ducampopinus krempfii (Pinaceae) // Turczaninowia. 2004. N.7 .№2. С.30–44

*Семихов В.Ф., Гвоздева Е.В., Бессчетнов В.П., Арефьева Л.П.,Новожилова О.А., Гринаш М.Н.*Систематика семейства Pinaceae Adans. с позиции аминокислотного состава семян// Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1910–1924.

Семихов В.Ф., Новожилова О.А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян.// Ботан. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1207–1215.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения.1.От псилофитовых до хвойных. Л., 1956.488с.

Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the word. Wash. (D.C.): US Dep. of Agr., 1971. 97 p.

Frankis M.P. Generic inter-relationships in Pinaceae // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg. 1989. Vol. 46. P. 527–548.

Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol.4. № 1. 4–9 pp.

Zhang Z.Y., Li D.Z. Molecular phylogeny of section Parria of Pinus (Pinaceae) based on chroloplast matK gene sequence data // Acta Botanica Sinica.2004.Vol.46. № 2. P. 171–179.

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ И ЭНДЕМИЧНЫХ УРАЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* DC.

Арсланова Л.Р., Калашник Н.А.

Уфа, Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН

В данной работе представлены результаты кариологических исследований редких и эндемичных уральских видов рода *Oxytropis* DC.: *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC., *O. uralensis* (L.) DC., *O. spicata* (Pail.) O. et B. Fedtsch., *O. sordida* (Willd.) Pers.

На Урале произрастает 9–10 видов рода *Oxytropis* (Васильченко, 1987; Yakovlev et al., 1996), из которых 5 видов считаются редкими и занесены в «Красную книгу Республики Башкортостан» (2001). К ним относятся в частности *O. ambigua* и *O. uralensis*. Кроме того, некоторые виды уральских остролодочников являются эндемиками, например, *O. uralensis, O. spicata. O. sordida* – вид с неопределенным статусом, предполагается занести в Красную книгу Республики Башкортостан.

Для кариологических исследований были использованы семена образцов растений, собранные в разных районах Республики Башкортостан: *O. ambigua* (Учалинский район, горы Мукагир и Туй-тюбе; Ишимбайский р-н, гора Тра-тау), *O. uralensis* (Учалинский район, восточный берег озера Аушкуль и гора Бузхангай), *O. spicata* (Кугарчинский район, г. Маяк-тау; Зианчуринский район, г. Канонникова), *O. sordida* (Белорецкий район, хребет Машак). В качестве материала использовали меристематическую ткань корешков проростков (Паушева, 1980). Материал изучали в масляной иммерсии, используя микроскоп БИМАМ-Р13 (объектив х100, окуляр х7, фотонасадка х1,6). Анализировали 5– 15 метафазных пластинок из каждой популяции. В результате исследований определялись числа хромосом, морфометрические параметры хромосом, типы хромосом, согласно классификации В.Г. Грифа, Н.Д. Агаповой (Гриф, Агапова, 1986), и составляли идиограммы кариотипов для популяций исследуемых видов. При составлении кариотипов ориентировались на методику, описанную В.Х. Панкиным с сотр. (Панкин, 2001). Статистическая обработка данных выполнена по методике Г.Н. Зайцева (Зайцев, 1973). Степень варьирования

изучаемых признаков определяли с помощью коэффициентов вариации по шкале уровней изменчивости: очень низкий (C_v<7%), низкий (C_v = 8–12%), средний (C_v = 13–20%), повышенный (C_v = 21–30%), высокий (C_v = 31–40%) и очень высокий (C_v>40%), разработанной С.А. Мамаевым (Мамаев, 1973).

В результате проведенных нами исследований установлено, что у исследованных популяций *Oxytropis ambigua* соматическое число хромосом 2n = 32, хромосомы метацентрического (Ic>40%) и субметацентрического (30<Ic<40%) типов. Размеры хромосом в популяции горы Тра-тау варьируют в пределах от 2,12±0,31 мкм до 3,39±0,93 мкм; Мукагир – от 2,48±0,36 мкм до 3,76±0,53 мкм и Туй-тюбе – от 2,36±0,46 мкм до 3,71±0,91 мкм. Различия между соответствующими парами хромосом во всех трех популяциях по абсолютной длине хромосом и по значению центромерного индекса в основном имеют средний и повышенный коэффициент вариации, а по относительной длине хромосом – низкий. Средняя суммарная длина диплоидного набора хромосом в популяции горы Тра-тау составляет 86,77±18,06 мкм, Мукагир – 100,02±13,23 мкм, Туй-тюбе – 93,69±19,95 мкм; коэффициент вариации во всех популяциях средний (популяция горы Мукагир) и повышенный (популяции гор Тра-тау и Туй-тюбе). На рисунках 1, 2 и 3 представлены идиограммы кариотипов популяций *O. ambigua*.

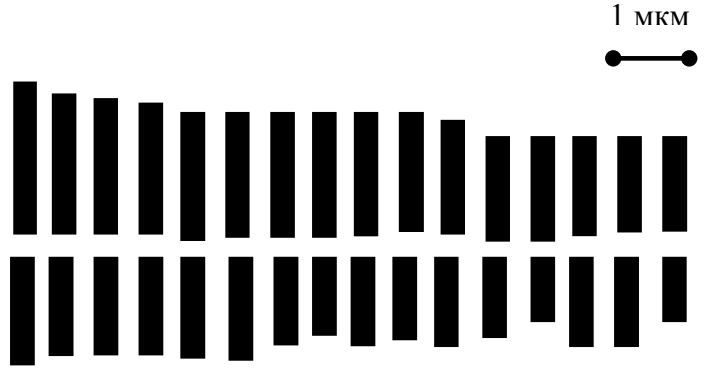


Рис. 1 Идиограмма кариотипа *Oxytropis ambigua* (гора Тра-тау)

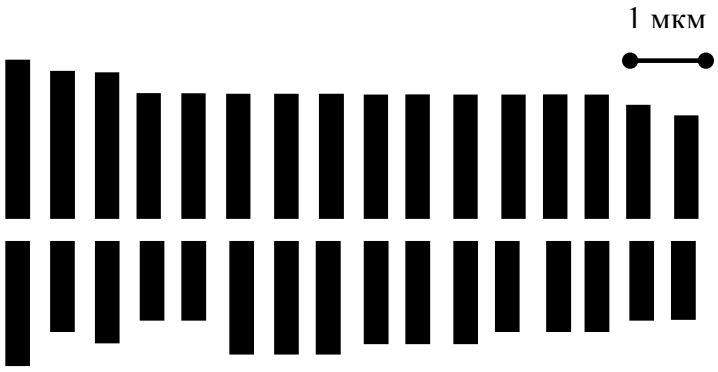


Рис. 2 Идиограмма кариотипа *Oxytropis ambigua* (гора Туй-тюбе)

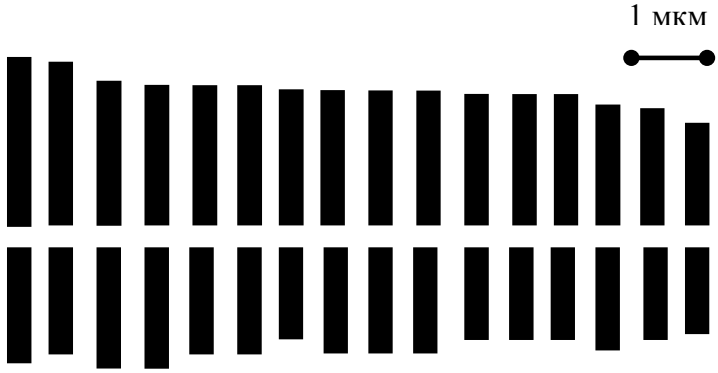


Рис. 3 Идиограмма кариотипа *Oxytropis ambigua* (гора Мукагир)

У *Oxytropis uralensis* исследованных популяций соматическое число хромосом 2n = 16, хромосомы метацентри-

ческого типа (Ic>40%). Размеры хромосом в популяции горы Бузхангай варьируют в пределах от 2,59±0,55 мкм до 3,87±0,67 мкм, восточного берега оз. Аушкуль – от 2,39±0,44мкм до 3,43±0,49 мкм. По абсолютной длине хромосом в популяции горы Бузхангай наблюдается средний и повышенный коэффициент вариации, восточного берега оз. Аушкуль – средний, по относительной длине хромосом в первой популяции очень низкий и низкий коэффициент вариации, во второй – очень низкий. По значению центромерного индекса у популяции горы Бузхангай очень низкий и низкий коэффициент вариации, восточного берега оз. Аушкуль очень низкий, низкий и средний коэффициент вариации. Средняя суммарная длина диплоидного набора хромосом в первой популяции составляет 52,73±10,26 мкм, второй – 46,24±7,70 мкм; коэффициент вариации в обеих популяциях средний. Таким образом, морфометрические параметры хромосом популяции горы Бузхангай в целом более варьируемы по сравнению с морфометрическими параметрами хромосом популяции восточного берега оз. Аушкуль. На рисунках 4 и 5 представлены идиограммы кариотипов популяций *O. uralensis.*

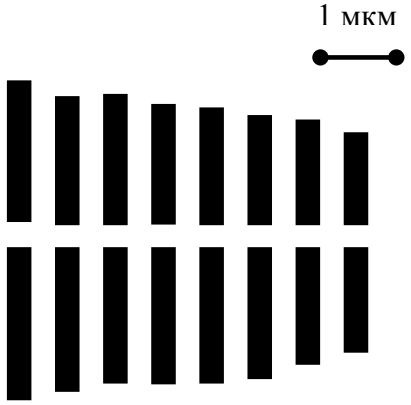


Рис. 5 Идиограмма кариотипа *Oxytropis uralensis* (гора Бузхангай)

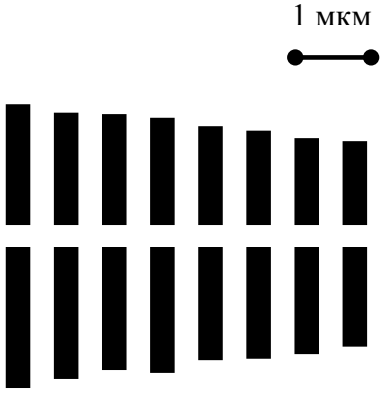


Рис. 6 Идиограмма кариотипа *Oxytropis uralensis* (озеро Аушкуль)

Установленное нами число хромосом на метафазных пластинках *Oxytropis spicata* из популяции Зианчуринского района Башкортостана составило 2n = 32, а из популяции Кугарчинского района – 2n = 16. В результате наших исследований установлено, что для *Oxytropis spicata* указанных популяций характерны хромосомы метацентрического типа (Ic>40%). Размеры хромосом варьируют в пределах от 1,90±0,24 мкм до 2,91±0,20 мкм (Кугарчинский р-н РБ), от 1,75±0,21 мкм до 2,89±0,21 мкм (Зианчуринский р-н РБ). По абсолютной длине хромосом в популяции Кугарчинского района наблюдается низкий и средний коэффициент вариации, Зианчуринского района – очень низкий и низкий, по относительной длине хромосом в обеих популяциях очень низкий и низкий коэффициент вариации. По значению центромерного индекса у популяции Кугарчинского района низкий и средний коэффициент вариации, Зианчуринского района – очень низкий, низкий и средний коэффициент вариации. Средняя суммарная длина диплоидного набора хромосом в первой популяции составляет 38,76±3,66 мкм, второй – 71,74±3,82 мкм; коэффициент вариации в популяции Кугарчинского района низкий, Зианчуринского района – очень низкий. На рисунках 6 и 7 представлены идиограммы кариотипов популяций *O. spicata.*

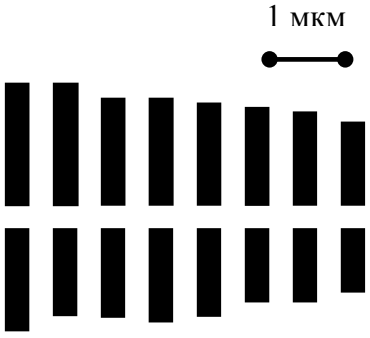


Рис. 6 Идиограмма кариотипа *Oxytropis spicata* (Кугарчинский р-н РБ)

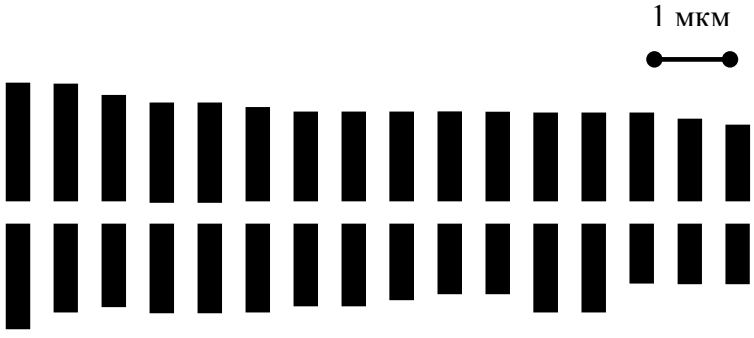


Рис. 7 Идиограмма кариотипа *Oxytropis uralensis* (озеро Аушкуль)

Для *Oxytropis sordida* установлено, что в популяции, произрастающей на хр. Машак, 2n = 48, хромосомы метацентрического типа (Ic>40%). Размеры хромосом варьируют в пределах от 1,57±0,14 мкм до 2,71±0,64 мкм. По абсолютной длине хромосом наблюдается средний (по 1, 7 – 14, 18 – 23 парам) и повышенный (по 2 – 6, 15 – 17 парам) коэффициент вариации, кроме 24-ой пары (низкий коэф-

фициент вариации), по относительной длине – низкий (по 7 – 10, 24 парам), средний (по 1 – 3, 5, 6, 11 – 23 парам), повышенный (по 24-ой паре). По значению центромерного индекса отмечается низкий коэффициент вариации, кроме 16-ой пары (средний коэффициент вариации). Средняя суммарная длина диплоидного набора хромосом в данной популяции 92,14±6,77 мкм, коэффициент вариации низкий. На рисунке 8 представлена идиограмма кариотипа *O. sordida*.

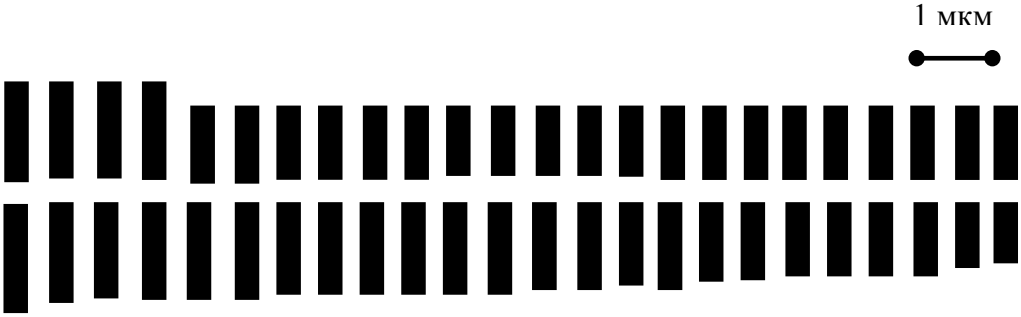


Рис. 8 Идиограмма кариотипа *Oxytropis sordida* (Белорецкий район РБ, хр. Машак)

У исследованных нами видов рода *Oxytropis* встречается следующее число хромосом: *Oxytropis ambigua* (2n = 32), *O. uralensis* (2n = 16), *O. spicata* (2n = 16, 2n = 32), *O. sordida* (2n = 48). Полученные данные совпадают с результатами, приведенными Е.Г. Филипповым с соавт. (Филиппов и др., 1998) для *Oxytropis ambigua, O. uralensis*, *O. spicata*. Особый интерес вызывают данные авторов по последнему виду, согласно которым у *O. spicata* из Башкирии (Баймакский, Зилаирский р-ны), Свердловской и Челябинской областей обнаруженное число хромосом составило 2n = 16, а у *O. spicata*, произрастающего в Оренбургской области – 2n = 32, что, по мнению авторов, свидетельствует о полиморфизме по числу хромосом у этого вида. Наши исследования также показали, что у представителей данного вида из различных мест произрастания наблюдается разное число хромосом. Для *O. sordida* указано число хромосом 2n=48 (Васильченко, 1987), что совпадает с полученными нами данными.

Согласно полученным нами результатам, все исследованные виды имеют специфическую структуру хромосомных наборов. У представителей *O. ambigua* и *O. uralensis* из разных местообитаний существенных различий по структуре хромосомных наборов не наблюдается. У *O. spicata* из различных местообитаний наблюдаются различия не только по числу хромосом, но и по структуре хромосомных наборов. Для *O. sordida* характерны более мелкие хромосомы и большее число хромосом по сравнению с другими исследованными видами. Полученные нами результаты по числу и морфологии хромосом уральских видов рода *Oxytropis* представляют интерес для дальнейшего обсуждения вопросов, связанных с таксономией и эволюцией данного рода.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии Уфимского научного центра РАН канд. биол. наук Мулдашеву А.А., канд. биол. наук Масловой Н.В., канд. биол. наук Галеевой А.Х. за предоставленный материал.

Литература

Васильченко И.Т. Род Остролодочник – *Oxytropis* DC. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 169.

Гриф В.Г., Агапова Н.Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71, №4. С. 550–553.

Красная книга Республики Башкортостан. Т.1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа: Китап, 2001. 237 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.

Панкин В.Х. Применение цитогенетических критериев в систематике некоторых представителей семейства *Cactaceae* Juss. // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – М, 2001. –18 с.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с.

КАРИОЛОГИЯ ФЛОРЫ САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ: ДАЛЬНЕЙШЕЕ ИЗУЧЕНИЕ

Баркалов В.Ю., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Кожевникова З.В.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

В 2007 г. в Издательстве «Дальнаука» вышла в свет книга «Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, кариотаксономические и фитогеографические комментарии» (Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007). Этому в последнее время предшествовал ряд наших, преимущественно зарубежных, пуб-

ликаций, с оригинальными данными по числам хромосом растений Сахалина и Курильских островов (Пробатова и др., 1989; Probatova, Barkalov, Rudyka, 2004; Probatova, Barkalov, Rudyka *et al.,* 2000, 2006). Это первая книга из серии, посвященной кариологии флоры отдельных субрегионов Российского Дальнего Востока (РДВ), она посвящена инициатору исследований по кариологии флоры Сахалина (и Дальнего Востока России), известному российскому карио-географу Александре Павловне Соколовской, в содружестве с которой первый автор данного сообщения работала более 30 лет. В 2008 г. книга получила премию по номинации «Монографии, изданные в России», на Конкурсе печатных работ БПИ ДВО РАН.

Содержание нашей книги составляет полный свод и обобщение результатов всего периода изучения чисел хромосом флоры островов, начиная с 1960 гг. – с первой публикации по числам хромосом с Сахалина (Соколовская, 1960). В книге изложены данные по числам хромосом для 356 видов с Сахалина (23,4% от общего числа видов флоры этого острова) и для 257видов – с Курильских островов (18,4% от всей флоры архипелага), также 48 видов были исследованы на о-ве Монерон. Основная часть книги отведена Аннотированному конспекту из 536 видов, исследованных на материале с Сахалина, острова Монерон и (или) Курильских островов. Для 184 видов растений числа хромосом были получены с охраняемых природных территорий этой островной области.

Конспект включает числа хромосом, сведения о происхождении и месте хранения документирующих гербарных образцов; для каждого вида приводятся эколого-географическая характеристика, распространение на Сахалине и Курильских островах и общий ареал; для многих видов приведены кариотаксономические и фитогеографические комментарии. В книгу включены и впервые публикуемые (оригинальные) данные. Для родов указаны основные (базовые) числа хромосом (*x*). Числа хромосом рассматриваются в контексте мировых данных, что дает возможность оценить изученность конкретных таксонов, выявить кариологический полиморфизм.

Наибольшее количество данных по числам хромосом в списке приводится для семейства *Poaceae* (98 видов), где явно прослеживается преобладание полиплоидов (72% , против 28% диплоидов). Напротив, в другом крупном семействе – *Asteraceae* (65 изученных видов) преобладают диплоиды (57%, против 43% полиплоидов). Числа хромосом у подавляющего большинства видов константны, лишь немногие виды характеризуются внутривидовым полиморфизмом. В некоторых группах прослеживается более или менее выраженная изоляция островных популяций.

Ныне мы продолжаем изучение чисел хромосом, по мере поступления нового материала с Сахалина и Курил. К настоящему моменту нами получены данные для 63 видов растений (46 рода, из 22 семейств), преимущественно с о-ва Шикотан (а также – с Итурупа, Кунашира, Парамушира и о-ва Сахалин), по сборам В.Ю. Баркалова. Это первое исследование чисел хромосом на Курилах для родов *Arctium, Atriplex, Chelidonium, Chenopodium*, *Dianthus, Eupatorium, Galeopsis, Galium, Kitagawia, Lathyrus, Leontopodium, Lepidotheca, Menziesia, Minuartia, Oenothera, Solidago, Vicia* и первые данные с Сахалина – для рода *Popoviocodonia*.

Для следующих видов числа хромосом определены впервые в науке: *Cardamine sachalinensis, Elymus franchetii, Minuartia barkalovii, Oxytropis calcareorum, Persicaria extremiorientalis, Popoviocodonia stenocarpa* (это и первые данные для рода *Popoviocodonia*). Кроме того, новые (не известные ранее) числа хромосом установлены у *Lathyrus pilosus*, *Oxytropis hidakamontana*, *Potentilla matsumurae.* Исследован также ряд новых (еще не описанных) видов, в родах *Cardamine, Poa, Deschampsia.*

Ряд видов: *Eupatorium glehnii, Hemerocallis yezoensis, Hypericum kamtschaticum, Epilobium fastigiato-ramosum, Menziesia pentandra, Potentilla dickinsii, P. matsumurae* – исследованы впервые для России.

Получены числа хромосом для ряда горных видов-эндемиков Сахалина (для первых двух – впервые): *Cardamine sachalinensis* Miyabe et Miyake, *Oxytropis calcareorum* N. S. Pavlova, *O. sachalinensis* Miyabe et Tatew.

Монотипный род *Popoviocodonia* эндемичен для РДВ: единственный вид его, горнотундровый и скальный *P. stenocarpa,* распространен на Сахалине, в южной Охотии и на Сихотэ-Алине. Выявленное у него диплоидное число хромосом 2*n* = 34 характерно и для многих видов близкого рода *Campanula*.

Из «классического местонахождения» – на вулкане Стокап (о-в Итуруп) был впервые исследован скальный вид *Minuartia barkalovii (*2*n* = 26); он считается близкородственным с *M. arctica* (2*n* = 22, 26, 38, 52), последний вид не раз был исследован в Сибири (см. Агапова и др., 1990).

Lathyrus pilosus относится к небольшой родственной группе *L. palustris aggr.,* необычной по встречающейся здесь полиплоидии (несвойственной роду *Lathyrus,* где безусловно преобладают виды-диплоиды). Для *L. pilosus* и *L. palustris* (последний не представлен на РДВ), кроме 2*n* = 14, некоторые авторы приводили 2*n* = 42, чаще – под названием « *L. palustris* var. *pilosus»,* из разных областей его обширного ареала (из Финляндии, Словакии, Китая, Японии и Северной Америки). Цитотип *L. palustris* с 2*n* = 42 был признан естественным аутогексаплоидом (Khawaja et al., 1995). Нами же было впервые выявлено новое – октоплоидное число хромосом для вида – 2*n* = 56, на о-ве Шикотан. Отсюда, возможно, нуждается в пересмотре таксономический статус *L. miyabei* Matsum. (*L. pilosus* var. *miyabei* (Matsum.) Hara): последнее название было предложено для растений с Сахалина и южных Курильских островов, что далеко не всеми признавалось.

Для южнокурильско-японского скального вида *Oxytropis hidakamontana* на о-ве Шикотан было неожиданно установлено октоплоидное число 2*n* = 64 (прежде для него было известно лишь диплоидное, 2*n* = 16). Не исключаем, что растения с Шикотана представляют особый вид.

Новые данные (на этот раз – с о-ва Шикотан) для прибрежноморского вида с циркум-япономорским ареалом *Scrophularia grayana* (2*n* = 20) снова подтверждают наше предположение о том, что островная часть ареала вида (диплоидная!) является более древней, чем континентальная, где распространена тетраплоидная раса этого вида (с 2*n* =40).

Другой прибрежноморской скальный вид, *Draba kurilensis* (*D. borealis* auct., p. p.) на о-ве Шикотан (где выявлено 2n = 32, как и ранее – на островах Монерон, Матуа и Шиашкотан), похоже, снова подтверждает свое «право» на ранг особого вида (он был описан с южных Курильских островов). Вид относится с северопацифическому комплексу *D. borealis* DC. aggr., причем для *D. borealis* s str. известны совершенно другие уровни плоидности: 2*n* = 64 (8x) с Чукотки, , *2n* = 80 (10x) – из Северной Америки. Мы считаем, что данные по числам хромосом дают основания считать Сахалин (где у *D. kurilensis* известно даже 2n = 16), Монерон и южную половину Курильского архипелага более древней частью общего ареала *D. borealis aggr.* Наблюдается увеличение плоидности в этом комплексе по мере продвижения к северу.

Впервые для нашей страны получены достоверные данные для южнокурильского скального вида *Leontopodium kurilense*, описанного с о-ва Шикотан (2n = 26), поскольку ранее имевшиеся в литературе (2n = 48, 52 – с Чукотки, Анюйского плато и бухты Нагаево в Магаданской обл.: см. Агапова и др., 1990), как установил В.Ю. Баркалов (1992), к этому виду не относятся.

Западнопацифический прибрежноморской скальный вид *Potentilla megalantha* ранее уже был нами исследован с Курил (острова Шумшу, Ушишир, Уруп), откуда было получено декаплоидное число хромосом 2*n* = 70 (Probatova, Barkalov, Rudyka *et al.* 2000, 2006). Это совпадает и с данными из Японии (Shimotomai, 1930a, b). Ныне (на этот раз – с о-ва Кунашир) нами снова установлено у вида 2*n* =70. У близкородственного вида, северопацифического *P. fragiformis*, известны два цитотипа: 2*n*=42 и 56 (см. Агапова и др., 1993), более того, недавно для *P. fragiformis* с Шантарских островов было установлено 2*n*=28 (наши данные). По-видимому, следует признавать *P. megalantha* самостоятельным видом, с константным числом хромосом 2*n* =70.

Из новых данных 25 видов дополняют наш Аннотированный конспект, представленный в книге: это *Arctium tomentosum*, *Cardamine sachalinensis, Cardamine sp.*, *Chenopodium glaucum*, *Draba ussuriensis*, *Elymus franchetii, Epilobium fastigiato-ramosum, Eupatorium glehnii, Galeopsis tetrahit, Galium trifidum, Hemerocallis yezoensis*, *Hypericum kamtschaticum, Kitagawia terebinthacea, Lathyrus pilosus*, *Leontopodium kurilense, Menziesia pentandra*, *Minuartia barkalovii, Oxytropis calcareorum, Persicaria extremiorientalis, P. hydropiper, P. lapathifolia, Popoviocodonia stenocarpa, Potentilla dickinsii, P. matsumurae, Rumex crispus.* Таким образом, общий список исследованных на островах видов ныне составляет 536 + 25 = 561 вид, при этом на Сахалине теперь известно 356 + 4 = 360 видов растений с исследованными числами хромосом, и на Курилах – 257 +33 = 290 видов.

Первое сообщение с Дополнениями по числам хромосом растений с Сахалина и Курильских островов публикуется в Японии.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований: проекты №№ 04-04-49750, 07-04-00610.

Литература

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae – Menyanthaceae*. Л.: Наука, 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И., Земскова Е. А., Тарвис Л. В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae – Zygophyllaceae*. СПб., Наука. 1993. 430 с.

Баркалов В. Ю. Род Эдельвейс – *Leontopodium* R. Br. ex Cass. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб.: Наука, 1992. С. 175–183.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.

Пробатова Н.С., Соколовская А.П., Рудыка Э.Р. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1675–1678.

Соколовская А.П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1960а. Т. 21, вып. 4. С. 42–58.

Khawaja H.I.T., Ellis J.R., Sybenga J. Cytogenetics of *Lathyrus palustris*, a natural autohexaploid // *Genome.* 1995. Vol. 38. P. 827–831.

Probatova N.S., Barkalov V. Yu., Rudyka E.G. Chromosome numbers of selected vascular plant species from Sakhalin, Moneron and the Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin. 2004. Vol. 1. P. 15–23. [Sapporo, Japan:

The Hokkaido University Museum. Ed. H. Takahashi].

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. H. Takahashi and M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93−110.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Shatalova S. A. Chromosome study on vascular plants of the Kurile islands // *Nat. Hist. Res. (Chiba, Japan). 2000. Special Issue* 7. P. 21–38.

Shimotomai N. Uber die Chromosomenzahlen und die Phylogenie bei der Gattung *Potentilla* // Bot. Mag. (Tokyo). 1930a. Vol. 44, N 525. P. 490–498.

Shimotomai N. Chromosomenzahlen und Phylogenie bei der Gattung *Potentilla* // J. Sci. Hiroshima Univ. 1930b. Ser. B, Div. 2. N 1. P. 1–11.

К РЕШЕНИЮ ВОПРОСОВ БИОСИСТЕМАТИКИ *LATHYRUS SATIVUS* L. (*FABACEAE*)

Бурляева М.О., Вишнякова М.А., Алпатьева Н.В., Чесноков Ю.В.

Санкт-Петербург, ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР им. Н.И. Вавилова, РАСХН

Lathyrus sativus (чина посевная) – экономически значимая зернобобовая культура в коллекции ВИР представлена 713 образцами практически из всех районов обширного ареала вида (Средняя и Южная Европа, Северная и Восточная Африка, Средняя и Юго-западная Азия и Южная Америка). Выявление морфолого-географической, экологической и генетической дифференциации культурного вида всегда было неотъемлемой частью изучения генофонда. Знание эволюции, географии происхождения, расселения и истории введения в культуру, и на основе этого знания рациональное использование имеющегося в коллекции разнообразия – необходимое условие для селекционной работы.

Исследования мирового разнообразия вида по морфологическим, биологическим и биохимическим признакам выявили большой внутривидовой полиморфизм (Залкинд, 1937, 1953; Jackson, Yunus, 1984; Polignato et al., 2005 et al.; Sammour et al., 2007 и др.).

Из существующих внутривидовых классификаций *L. sativus* наиболее информативной нам представляется классификация Ф.Л. Залкинд (1937), созданная методом ботанико-географического изучения образцов коллекции ВИР. В этой классификации биологические признаки проанализированы в контексте экологической дифференциации вида. Основываясь на географической обособленности ареалов растений с темно- и светлоокрашенными семенами и цветками, автор разбила вид на два подвида: subsp.. *asiaticus* и subsp. *europaeus*. Впоследствии эти подвиды были узаконены в соответствии с современными требованиями ботанической номенклатуры Смекаловой Т. Н. (1991) как subsp. *sativus* и subsp. *albus* Smekal.

В настоящее время в популяционной ботанике и систематике успешно применяют молекулярные методы, позволяющие более точно оценить генетическую вариабельность генома. При исследовании генетического разнообразия *L. sativus* с помощью различных молекулярных маркеров был выявлен значительный полиморфизм генома этого вида (Croft et al., 1999; Polignato et al., 2004: Costa et al., 2007 и др.).

Целью нашего исследования была оценка возможности использования RAPD – анализа для выявления внутривидового полиморфизма, диагностики внутривидовых таксонов чины посевной и для выяснения филогенетических взаимоотношений у образцов различного географического происхождения.

Исследовали 34 образца из коллекции ВИР, принадлежащих по классификации Залкинд (1937) к различным эколого-географическим группам: (*средиземноморской* – страны Средиземноморья, *среднеевропейской* – Средняя Европа и Европейская часть России, *кипрской* – о. Кипр и Крит, *анатолийской* – Малая Азия, Закавказье, горная Кабилия, *иранской* – Афганистан, Иран, Средняя Азия, *абиссинской* – Эфиопия, Египет, *индийской* – Индия). Изучение морфологических, морфометрических и биологических признаков данных образцов проводили на опытных станциях ВИР в Ленинградской и Тамбовской обл. в 2005, 2007 гг. Анализировали 10 растений каждого образца по 41 признаку. Молекулярно-генетический анализ этих образцов проводили посредством RAPD-маркирования (Edvards et al., 1991) с использованием 14 стандартных десятичленных праймеров, серии OPA, OPH, OPK, OPC (Operon Technologies, USA). Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программ STATISTICA 6.0 и TREECON.

Статистический анализ морфологических и биологических признаков выявил их четкую взаимосвязь с происхождением образца, что еще раз подтвердило закономерность эколого-географической дифференциации генофонда. По комплексу этих признаков образцы объединились в 4 группы (рис.1).

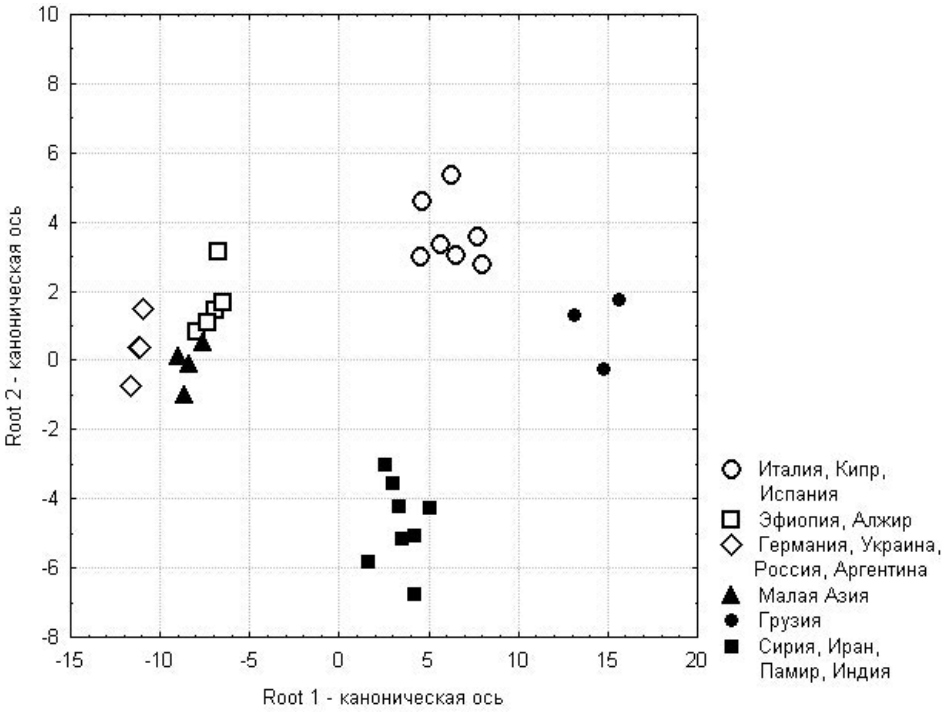


Рис.1. Распределение образцов *L. sativus* разного географического происхождения в пространстве двух канонических осей на основе морфометрических признаков.

Отчетливо дифференцированными оказались группы образцов из западного и среднего Средиземноморья (Испания, Италия, Кипр), образцы из Средней, Центральной, Юго-западной и Южной Азии, образцы из Грузии, и сравнительно гетерогенную по составу группу сформировали образцы из Северной Африки, средней и восточной Европы и Малой Азии с примкнувшим к ним селекционным сортом из Аргентины.

Значительное внутривидовое разнообразие генома чины посевной, установленное ранее другими авторами посредством RAPD и AFLP анализов, выявилось и в нашем исследовании. Большинство образцов имели свой определенный спектр амплифицированных RAPD фрагментов, отличающийся от других числом ампликонов, их размером и степенью выраженности (интенсивностью). Основная зона разделения ПЦР-компонентов находилась в пределах 150–2500 п.н. Девять праймеров выявили наличие 28 мономорфных фрагментов у всех исследуемых образцов. Один праймер выявил наличие фрагментов, характерных для группы образцов азиатского происхождения из Памира, Индии и Малой Азии (OPA-16-1300 п.н.).

На основе индивидуальных RAPD-спектров определен уровень внутривидового полиморфизма изученных образцов и построена дендрограмма (рис.2).

На дендрограмме обособленное положение заняли образцы из Индии, Памира и Малой Азии, имеющие целый ряд примитивных черт, характерных для азиатского подвида: карликовый рост, тонкие стебли, малую и среднюю ветвистость, растрескивающиеся бобы и мелкие темноокрашенные семена. Большинство исследуемых образцов объединились в большую группу, которая в свою очередь разделилась на две подгруппы. В одну из них вошли типичные средиземноморские чины из Италии и Кипра (средне-рослые, сильно ветвистые, с толстыми стеблями и крупными светлоокрашенными семенами), сорт из России, образцы из Алжира (высокорослые, со стеблями средней толщины и крупными темноокрашенными семенами), из Ирана (средне-рослые, тонкостебельные, со средними по величине темноокрашенными семенами) и из Испании (низкорослые, со стеблями средней толщины и крупными светлоокрашенными семенами).

Во вторую подгруппу вошли образцы из Алжира, Эфиопии и Грузии (высокорослые, тонкостебельные со средними по величине темноокрашенными семенами), Германии и Кипра (средне-рослые, толстостебельные со средними светлоокрашенными семенами). В этой же подгруппе оказались индийские образцы, морфологические признаки которых обнаруживают гибридогенную природу, в частности, наряду с низкорослостью, типичной для индийских форм, они имеют более толстые стебли, а их темноокрашенные семена значительно крупнее, чем у типично индийских образцов. В эту группу также вошли сорта из Украины и Аргентины (средне-рослые, со стеблями средней толщины и средними светлоокрашенными семенами). К сожалению, родословные изучаемых нами сортов не известны и интерпретировать их положение в полученной нами системе можно только на уровне предположений об их происхождении из тех или иных внутривидовых таксонов.

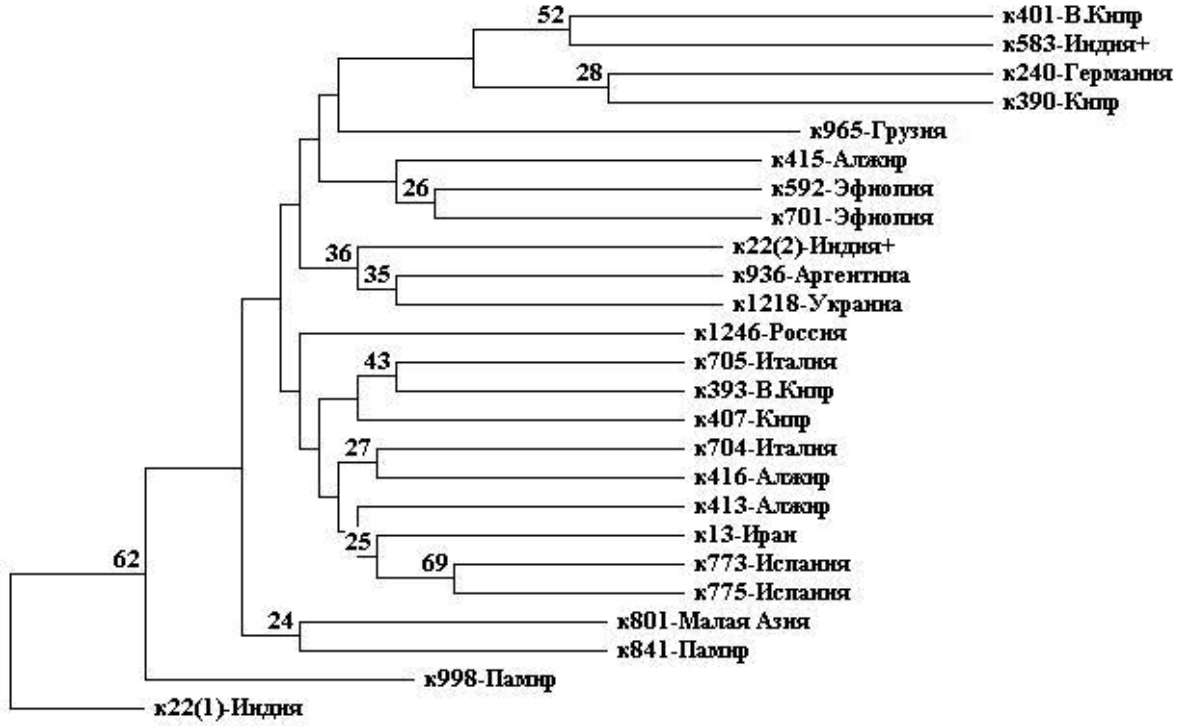


Рис.2. Дендрограмма, полученная на основе сравнительного анализа 185 полиморфных амплифицированных RAPD фрагментов 25 представителей *L. sativus. («+»*-естественные гибриды указанных образцов с формами европейского подвида).

Сопоставление данных молекулярного анализа с морфологическими признаками образцов выявило факты наличия у ряда морфологически сходных образцов одинаковых электрофоретических спектров RAPD-ампликонов. Такие образцы объединялись в самых мелких ветвях дендрограммы. В то же время имелись сходные по фенотипу образцы с различающимися спектрами ампликонов. На дендрограмме такие образцы объединялись в ветви, как с незначительным, так и с высоким бутстреп коэффициентом.

Ветви самого высокого ранга отразили разделение вида на подвиды.

Таким образом, в результате нашего исследования выявлен значительный внутривидовой полиморфизм генома у *L. sativus*, проявляющийся в наличии у большинства образцов определенного спектра амплифицированных RAPD фрагментов. Установлено что, определение таксонов рангом ниже подвида и разработка внутривидовой классификации данного вида только по морфологическим признакам не может иметь решающего значения из-за естественной гибридизации и параллелизма в изменчивости признаков. Привлечение молекулярного анализа уточняет классификацию.

В выявленном нами генетическом полиморфизме изученных образцов достаточно четко прослеживается филогения генома вида. Эволюция чины посевной шла от индийских образцов, имеющих целый ряд генов дикого типа. Пока невозможно с достаточной степенью определенности установить, как шло расселение вида: сразу в нескольких направлениях в сторону Закавказья, Средиземноморья, и в Африку, или сначала только в Средиземноморские страны. Предполагаем только, что при его расселении в результате естественных скрещиваний между индийскими (или горными Эфиопскими) и средиземноморскими образцами возникли группы образцов Закавказья, Малой Азии, Северной Африки и Европы. Полученные данные согласуются с гипотезой Залкинд (1937) о том, что Северная Индия и прилегающие к ней районы являются первичным центром формообразования чины посевной, т. к. там до настоящего времени сохранились эндемичные наиболее примитивные ее формы. Средиземноморье – район вторичного формообразования чины. Чины из горных районов Испании и Эфиопии по морфологическим признакам сходны с азиатскими (индийскими), что говорит о родственной связи между ними и о том, что ранее ареал азиатских чин был более обширным и охватывал все древнее Средиземноморье.

Для более точного выяснения филогенетических связей и эволюции вида необходимы дальнейшие исследования с применением других методов молекулярного анализа.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 06-04-48869-а

Литература

Залкинд Ф.Л. Чина. Культурная флора СССР. Т. 4. Л. 1937.С.171 – 227.

Залкинд Ф.Л. Чина. М. – Л. 1953. 144 с.

Смекалова Т.Н. Внутривидовые таксоны *Lathyrus sativus* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л. 1991. С. 64–72.

Costa R., Carita T., Pereira G., Tavares-de-Sousa M. Characterization of grass pea genotypes by RAPD markers. // Book of Absracts. 6th European Conference on Grain Legumes. Lisbon, Portugal. 2007. P. 131.

Croft A.M. Pang E.C.K.; Taylor P.W.J. Molecular analysis of *Lathyrus sativus* L. (grasspea) and related *Lathyrus* species Euphytica, 1999. Vol.107. N 3. P. 167–176.

Edvards S.K., Johonstone C., Thompson C. A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analyses. // Nucleic Acids Res. 1991. Vol.. 19. P. 1349.

Jackson, M.T., Yunus, A.G. Variation in the grass pea (*Lathyrus sativus* L.) and wild species. Euphytica. 1984. Vol. 33. P. 549–559.

Polignano G.B., Lotti C., Alba V. et al. Comparative analysis of RAPD and AFLP polimorphisms in a core collection of grass pea (*Lathyrus sativus* L.). // Conference handbook. 5th European Conference on Grain Legumes. Dijon, France. 2004. P.180.

Polignano G.B., Uggenti P., Alba E. et al. Morpho-agronomic diversity in grass pea (*Lathyrus sativus* L.) // Plant Genet. Resour. 2005. N 3. P. 29–34.

Sammour, R., Mustafa, A-E., Badr, S., Tahr, W. Genetic variations in accessions of *Lathyrus sativus* L. // Acta Bot. Croat. 2007. Vol.66. N 1. P.1–13.

КАРИОТИПЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ

Волкова С. А., Горовой П. Г.

Владивосток, Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН

До недавнего времени систематика была главным образом морфологической дисциплиной и рассматривалась как чисто описательная наука, занятая простой каталогизацией фактов. Современная систематика представляет сложную синтетическую дисциплину, обобщающую при решении своих задач данные всех отраслей биологии и сопредельных отраслей знания (Тихомиров, 1979). Систематика приводит всю сумму ботанических знаний в упорядоченную систему и является, следовательно, не только фундаментом ботаники, но и венцом всей науки о растениях (Тахтаджян, 1965). Совершенствование классических и использование новых методов получения и обработки данных делают систематику разработанной научной дисциплиной. Систематики при исследовании привлекают данные различных дисциплин: анатомии, эмбриологии, цитологии, генетики, палинологии, биохимии. В каждом отдельном случае преобладающее значение получают данные той или иной из этих дисциплин. До настоящего времени среди систематиков нет единого мнения относительно систематического ранга многих групп растений и поэтому важно анализировать наибольшее число признаков при определении таксономического ранга.

Результаты цитологических исследований имеют большое значение для систематики и в настоящее время нельзя считать полноценной монографию, в которой не использованы данные по числу и морфологии хромосом (Тахтаджян, 1965). Кариосистематика вошла в научную литературу как определение исследований, в которых сравнительное изучение признаков строения ядра и хромосом ведется в целях использования их, наряду с другими признаками, в систематике разных таксонов (Агапова, Васильева, 1987). Хромосомные числа служат одним из критериев для определения таксономического положения растения и дают иногда весьма ценные систематические сведения. В справочнике «Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока» (Крогулевич, Ростовцева, 1984) содержатся в основном сведения о хромосомных числах видов флоры Сибири, для дальневосточных растений таких сведений меньше. Числа хромосом приводятся в сводках «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996). По данным Н. С. Пробатовой с соавторами (2007) российский Дальний Восток находится на первом месте среди других регионов нашей страны по состоянию кариологической изученности флоры.

Однако изученность кариотипов представителей флоры Дальнего Востока незначительна. У дальневосточных растений кариотипы исследованы в семействах *Asteraceae* Dumort., *Apiaceae* Lindl., *Araliaceae* Juss., *Fabaceae* Lindl., *Hostaceae* Mathew *(Agavaceae)*, *Poaceae* Barnhart, *Polygonaceae* Juss., *Ranunculaceae* Juss., *Saxifragaceae* Juss., *Trilliaceae* Lindl.

Сравнительный анализ исследованного кариотипа *Hosta rectifolia* Nakai (*Hostaceae*) показал сходство эволюционных преобразований хромосомных комплексов у видов этого рода (Гурзенков, 1993).

Впервые на дальневосточном материале изучены кариотипы семи видов рода *Vicia* L. (*Fabaceae*) (Гурзенков и др., 1995). Результаты исследований подтвердили значение кариологических данных для разрешения спорных вопросов таксономии видов и уточнения их положения в системе рода *Vicia*. Установлено, что наряду с кариотипической индивидуальностью каждого исследованного вида можно выделить группы видов внутри секций и подродов, имеющих сходные кариотипические черты.

Особый интерес для современной и исторической фитогеографии имеет цитотаксономическая характеристика рода *Bergenia* Moench (*Saxifragaceae*), так как он занимает изолированное положение в семействе, являясь реликтовым компонентом ряда флористических комплексов и растительных сообществ высокогорий. Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов: восточно-сибирского бадана толстолистного (*B. crassifolia* (L.) Fritsch.*),* дальневосточного бадана тихоокеанского (*B. pacifica* Kom.*)* и гималайского бадана реснитчатого (*B. ciliate* (Hook. f. et Thoms.) Engl.*)* показала, что виды имеют сходные кариотипы и процесс видообразования в роде *Bergenia* происходил без видимых генотипических изменений (Гурзенков и др., 1996).

В семействе *Araliaceae* впервые описан кариотип *Panax ginseng* С. А. Меу. и уточнено соматическое число хромосом (Гурзенков, Коляда, 1996).

Изучена кариосистематика 15 дальневосточных видов рода *Anemone* s. l. (*Ranunculaceae).* По величине хромосом выделены три группы ветрениц: очень крупно-хромосомные, крупно-хромосомные и имеющие хромосомы средней величины. Исходные формы ветрениц имели, вероятно, не слишком крупные хромосомы, по-видимому, близкие по величине хромосомам второй группы; их эволюция могла идти в двух направлениях: в сторону выработки очень крупных хромосом и в сторону измельчания хромосом. Предполагается, что предковые популяции могли иметь сразу два основных числа – 7 и 8. В ходе дальнейшей эволюции в сторону измельчания хромосом отбор благоприятствовал преимущественно стабилизации числа x = 8, а в сторону укрупнения хромосом – числа x = 7 (Стародубцев, 1991). В этом же семействе на основании морфологических признаков и кариотипов установлены отличительные признаки родов *Miyakea* Miyabe et Tatewaki и *Pulsatilla* Mill., которые позволяют считать *Miyakea* самостоятельным родом (Уланова и др., 1987). Изучена кариология *Aconitum umbrosum* (Korsh.) Kom. (Волкова, 2007).

Числа и морфология хромосом исследованы у дальневосточных видов рода *Bupleurum* L. *(Apiaceae*) (Горовой и др., 1979; Gorovoy, Volkova, 1987; Волкова, 1992; Волкова, Горовой, 2002). Исследование *B. sibiricum* Vest позволило впервые установить число хромосом 2n = 64 при x = 8 (Волкова, Горовой, 1992; Волкова, 1998), это дает основание предполагать гибридное происхождение вида.

Н. С. Пробатова с соавторами (2000) представила анализ данных по числам и морфологии хромосом рода *Milium* L. (*Poaceae)* с целью показать наиболее вероятные направления эволюции в этом и близких к нему родах.

Числовое и морфологическое разнообразие кариотипов, встречающееся у разных видов одного рода, в ряде случаев позволяет обнаруживать в ходе кариологического анализа полиплоидные образцы и иногда выяснять природу найденных полиплоидов (Абрамова, 1970). На примере полиплоидных видов рода *Polygonatum* Mill. (*Polygonaceae)* видно, что в тех случаях, когда доминирование у гибридов морфологических признаков одного из родителей затрудняет определение образца, кариологический метод позволяет установить как сам факт гибридности, так и те виды, которые участвовали в образовании гибрида (Абрамова, 1990).

Изучение кариотипа *Trillium rhombifolium* Kom. (*Trilliaceae)* из Южного Приморья позволило считать его самостоятельным гибридогенным видом, характеризующимся рядом цитологических и морфологических признаков (Гриф и др., 1977). Сахалинско-кунаширская популяция диплоидного вида *T. camschatcense* Ker-Gawl. по морфологическим признакам и по рисунку гетерохроматиновых сегментов метафазных хромосом может быть выделена в самостоятельный вид (Гриф и др., 1985).

В совместной работе российских и иностранных исследователей (Hoshi et al., 2003) приводятся кариотипы нескольких видов *Artemisia* L. (*Asteraceae*) и сравниваются числа хромосом, определенные разными авторами. У *Artemisia .argyi* (2n = 34, 36, 50) и *A. japonica* (2n = 18, 36, 37) хромосомные числа варьируют.

Литература

Абрамова Л. И. Кариологическая характеристика видов рода *Polygonatum* Mill. // Цитология. 1970. Т. 12. № 10. С. 1334—1338.

Абрамова Л. И. Кариологическое изучение полиплоидных купен (*Polygonatum, Convallariaceae)* произрастающих на территории Советского Союза // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 652—658.

Агапова Н. Д., Васильева М. Г. Кариосистематика // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1987. Т. 6. Вып. 1. С. 96—137.

Волкова С. А. Кариология *Aconitum umbrosum (Ranunculaceae) //* Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 271—275.

Волкова С. А. Кариосистематика и карпология видов рода *Bupleurum* L. Дальнего Востока: Автореф. дис. …канд. биол. наук. Владивосток, 1998. 21 с.

Волкова С. А. О кариотипе *Bupleurum atargense* (*Apiaceae) //* Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 105—107.

Волкова С. А., Горовой П. Г. Кариологическое изучение высокогорных видов рода *Bupleurum (Apiaceae) //* Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 147—151.

Волкова С. А., Горовой П. Г. Кариологическая характеристика видов рода *Bupleurum* L. Дальнего Востока // 3-е совещ. по кариологии растений: Тез. докл. СПб., 1992. С. 16.

Горовой П. Г., Кетриц Л. И., Гриф В. Г. Таксономическое и кариологическое изучение *Bupleurum komarovianum* Lincz. и *B. scorzonerifolium* Willd. (*Apiaceae)* из Приморья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42—46.

Гриф В. Г., Черепанов С. К., Валович Е. М. Беляева Н. Н. Биосистематика некоторых видов рода *Trillium* (*Trilliaceae)*, произрастающих в СССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1177—1186.

Гриф В. Г., Кетриц Л. М., Черепанов С. К. Кариосистематическое изучение *Trillium rhombifolium* Kom. *(Liliaceae)* из Южного Приморья // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 11. С. 1639—1647.

Гурзенков Н. Н. Кариологическое изучение *Hosta rectifolia* Nakai (*Agavaceae*) // Биологические исследования на Горнотаежной станции.Уссурийск, 1993. Вып. 1. С. 57—62.

Гурзенков Н. Н., Коляда А. С. Изучение кариотипа *Panax ginseng* C. A. Meyer *(Araliaceae)* // Биологические исследования на Горнотаежной станции.Уссурийск, 1996. Вып. 3. С. 101—106.

Гурзенков Н. Н., Павлова Н. С., Смирнова М. В. Кариотипы семи видов рода *Vicia* L. с российского Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции.Уссурийск, 1995. Вып. 2. С. 139—149.

Гурзенков Н. Н., Фисенко С. М., Смирнова М. В. Кариотипы трех видов бадана – *Bergenia* Moench (*Saxifragaceae* Juss.) // Биологические исследования на Горнотаежной станции.Уссурийск, 1996. Вып. 3. С. 96—101.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Пробатова Н. С. ,Рудыка Э. Г., Громик С. Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (*Poaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток, 2000. 146 с.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Владивосток, 2007. 391 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Стародубцев В. Н. Ветреницы. Систематика и эволюция. Л., 1991. 197 с.

Тахтаджян А. Л. Теоретическое и практическое значение систематики растений и пути ее развития // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 4. С. 385—396.

Тихомиров В. Н. О методологии современной систематики // Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. М., 1979. С. 87—88.

Уланова К. П., Волкова С. А., Горовой П. Г. Род *Miyakea* (*Ranunculaceae)* во флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 64—70.

Gorovoy P. G., Volkova S. A. A morphological, geographical and kariological study of East Asian *Bupleurum longiradiatum* Turcz. and *B. sachalinense* Fr. Schmidt // Feddes Repert. 1987. Bd 43. H. 228. P. 36—173.

Hoshi Y., Kondo K., Korobkov A. et al. Cytological study in the genus *Artemisia* L. (*Asteraceae*) from Russia // Cromosome Science. 2003. Vol. 7. P. 83—89.

РЕГИСТРАЦИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ПРОЦЕССОВ СРЕДИ СИБИРСКИХ STH-ГЕНОМНЫХ ВИДОВ РОДА *ELYMUS* (TRITICEAE: POACEAE)

Герус Д.Е., Агафонов А.В.

Новосибирск, Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН

В гербариях и живых коллекциях ботанических учреждений часто обнаруживаются природные образцы рода *Elymus* L., которые в той или иной мере отклоняются от типичных форм общепризнанных видов.

В первом приближении можно выделить три главных фактора, приводящих к «запредельным» проявлениям отклонений в морфологии таких образцов. Чаще всего причиной таких отклонений могут быть экстремальные условия произрастания, инициирующие увеличение или сдвиг ожидаемых пределов модификационной изменчивости. При выращивании в нормальных для вида условиях эти проявления обычно возвращаются к норме. Второй причиной может быть обнаружение непознанных ранее признаков, изначально присущих данному виду в рамках его естественной генетически детерминированной изменчивости. Природа внутривидовой наследственной изменчивости и ее динамика у каждого вида строго индивидуальна и требует своего анализа и объяснения на основе правил рекомбинации наследственности, присущих равновесному виду при смене поколений.

Одним из самых трудно регистрируемых процессов, сдвигающих норму как модификационной, так и исторически сложившейся наследственной изменчивости вида, является межвидовая интрогрессия. В ее результате преодолеваются изоляционные барьеры между видами, и видовой генофонд либо расширяется, интегрируя дополнительный источник наследственной изменчивости, либо появляется серия новых отличающихся генотипов с самостоятельной судьбой.

Некоторые из обнаруженных морфологически отклоняющихся форм (МОФ) являются самофертильными и составляют основу уникальных микропопуляций. Трудность для классификации таких МОФ заключается в том, что таковые еще не обладают численностью, достаточной для стабильного воспроизводства в поколениях. Кроме того, они не обрели свой минимально необходимый по разнообразию генофонд и не занимают

заметного ареала, необходимого для признания совокупности таких МОФ, как самостоятельного таксона. Однако наиболее сложным, на наш взгляд, является доказательство либо интрогрессивного происхождения МОФ, либо их принадлежности к одному из симпатрических видов, как результат микроэволюции «внутри себя».

Таксономическая генетика — одно из направлений биосистематики, предназначенное для исследования структуры и взаимоотношения таксонов видового и подвидового рангов и подтверждения их статуса генетическими методами с акцентом на диагностические признаки (Агафонов, 2004). По своей сути это является логическим приложением закона гомологичных рядов Н.И. Вавилова (1920; 1935) для целей биосистематики (Тахтаджян, 1970). Применение методов таксономической генетики на основе принципа рекомбинационных и интрогрессивных генпулов (РГП—ИГП) в систематике рода *Elymus* (Агафонов, 1997; 2003) позволяет устанавливать происхождение МОФ, проводить моделирование интрогрессивной гибридизации в эксперименте, а так же с известной вероятностью предсказывать образование новых МОФ в природных популяциях.

Для прогнозирования интрогрессивных процессов между видами *E. caninus* (L.) L. и *E. fibrosus* (Schrenk) Tzvel. были созданы искусственные межвидовые гибриды, контроль над процессами репродукции проводили методами морфологического и электрофоретического анализа потомков в поколениях F_2–F_5. Результаты показали, что изученные виды можно отнести к единому интрогрессивному генпулу — ИГП, при этом стабилизация семенной фертильности межвидовых гибридов, как правило, происходит в поколении F_3–F_5. Было подтверждено, что обязательным условием интрогрессии между этими видами должно быть возвратное или нормализующее скрещивание, одно или несколько. В природных условиях подобный механизм интрогрессии ведет к постоянному образованию новых генотипов, дающих материал для естественного отбора и современного видообразования (Герус, Агафонов, 2006a).

В наших коллекционных сборах из разных районов Сибири был обнаружен целый ряд МОФ *E. caninus,* некоторые из которых можно отнести к форме *E. caninus* var. *muticus* (Holmb.) Karlsson, весьма распространенной в Северной Европе. Ставилась задача оценить возможность происхождения формы *E. caninus* var. *muticus* путем интрогрессии между некоторыми близкими видами *Elymus*. Были проанализированы скандинавские и сибирские образцы *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., *E. caninus* s. str., *E. caninus* var. *muticus*, сибирские МОФ и некоторые половые гибриды в поколениях. На основе проведенных исследований показано, что *E. caninus* var. *muticus* имеет полифилетическое происхождение. В Скандинавии таксон, вероятнее всего, имеет происхождение от *E. canimus* и *E. mutabilis*. Сибирские МОФ *E. caninus*, некоторые из которых могут быть причислены к разновидности *muticus*, вероятнее всего, также происходят от *E. caninus* и *E. mutabilis*, но при этом не исключена возможность происхождения других неидентифицированных природных образцов и популяций путем взаимной генетической интрогрессии между *E. caninus* и *E. fibrosus*.

Анализ искусственных половых гибридов между *E. caninus* и *E. mutabilis* в поколениях F_1 – F_4 показал, что репродуктивная стабилизация у части потомков пошла по интрогрессивному пути. Это подтверждалось наличием у некоторых гибридных выборок дополнительных полипептидов, отсутствующих у родительских форм. Другая же часть растений пошла по пути рекомбинации генетического материала родительских биотипов, при этом стабилизация семенной фертильности (до 72%) наступила уже к поколению F_2. Таким образом, между названными видами может проходить ограниченная рекомбинация генетического материала, но более вероятным путем стабилизации фертильности гибридных растений в природе представляется интрогрессивная гибридизация (Герус, Агафонов, 2006b).

В Сибири виды *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel., *E. komarovii* (Nevski) Tzvel., *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. и *E. kronokensis* (Kom.) Tzvel. часто произрастают в близких или общих экотопах. Согласно описаниям, эти виды отличаются длиной остей нижних цветковых чешуй (НЦЧ), формой колосковых чешуй (КЧ), соотношением длин КЧ и НЦЧ ($k=L_{КЧ}/L_{НЦЧ}$) Существенным отличием *E. kronokensis* являются голые и гладкие НЦЧ.

Одной из поставленных задач было выявление полиморфизма и специфичности полипептидных спектров белков эндосперма и субфракционного состава гистона H1 среди выборочных природных биотипов *E. transbaicalensis*, *E. komarovii*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis* и оценить возможность протекания интрогрессии между видами. В исследование также были включены образцы *E. komarovii* и *E. sajanensis*, собранные нами в классических местах произрастания. На основе данных о полиморфизме полипептидных спектров белков эндосперма и гистона H1 внутри популяций и среди выборочных образцов из Горного Алтая и Восточного Саяна можно сделать вывод, что в изученных популяциях проходят интрогрессивные или рекомбинационные процессы. В результате появляются не только морфологически отклоняющиеся и промежуточные формы, но и «скрытые рекомбинанты», генотипы которых содержат наследственный материал других видов, не контролирующий морфологические признаки.

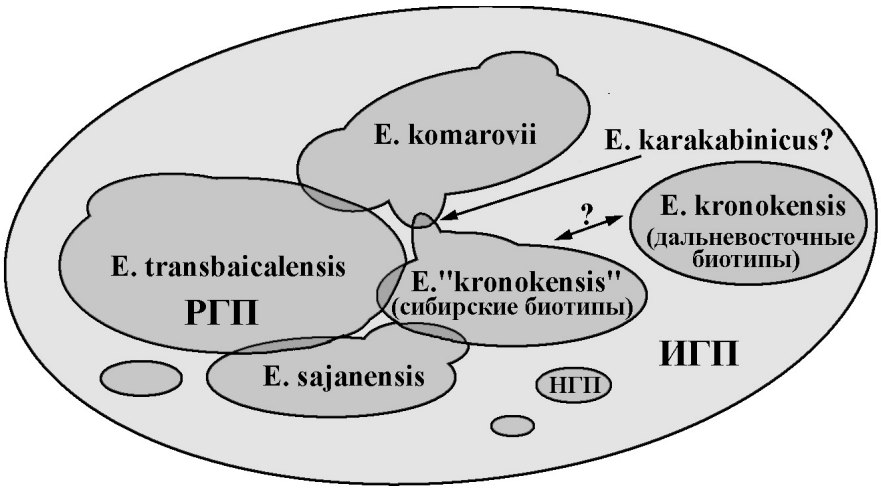
Для выяснения возможности протекания интрогрессивных процессов между видами *E. transbaicalensis*

х *E. komarovii* была проанализирована комбинация скрещивания между *E. transbaicalensis* х *E. komarovii* с участием горно-алтайских родительских биотипов. На основе морфологического и электрофоретического анализа был сделан вывод, что у данного межвидового гибрида проходила ограниченная рекомбинация генетического материала, а не интрогрессия с обязательным возвратным или нормализующим скрещиванием (Герус, Агафонов, 2007).

На основе полученных результатов построена уточненная модель генпулов названных видов, отражающая потенциальные отношения скрещиваемости и, следовательно, степени гомологичности геномов. Понятие об интрогрессивной гибридизации, предложенное E. Anderson и L. Hubricht (1938), используется уже много десятилетий. Однако, исходя из принципа РГП—ИГП, если биотипы двух таксономических видов принадлежат к одному генпулу со свободной рекомбинацией, т.е. репродуктивно совместимы на α1-уровне, то их гибридизацию следует рассматривать как обычное половое размножение с участием двух близкородственных форм, причем дочерние особи будут также иметь нормальный мейоз и фертильность. В то же время, если один агрегатный вид состоит из нескольких РГП, разделенных репродуктивными барьерами, то интрогрессией будет являться процесс гибридизации между особями из разных РГП с последующими возвратными скрещиваниями.

На фрагменте модели генпулов (рис.) показаны взаимоотношения скрещиваемости между РГП, образующими некоторые виды *Elymus* Азиатской части России.

По предварительным данным, дальневосточные биотипы *E. kronokensis* образуют отдельный РГП. В некоторых случаях между исследованными видами наблюдалось бОльшее генетическое сходство при их совместном произрастании, чем между географически изолированными локальными популяциями одного вида. Вероятнее всего, локальные восточно-казахстанские популяции, описанные как *E. karakabinicus* Kotuch., живой материал которого мы, к сожалению, не имеем, образовались в результате гибридизации местных форм *E. komarovii* или *E. transbaicalensis* и форм, морфологически близких *E. kronokensis* по признаку гладких НЦЧ. Косвенным свидетельством, подтверждающим это предположение, было получение нами ранее аналогичных морфотипов в результате гибридизации остистой алтайской формы *E. transbaicalensis* и скандинавского биотипа *Elymus alaskanus* subsp. *scandicus (*Nevski) Meld. (=*Elymus kronokensis* subsp. *scandicus* (Nevski) Tzvel.) (Агафонов, 1997).



Фрагмент уточненной модели генпулов StH-геномных видов *Elymus*.

РГП — рекомбинационный генпул; ИГП — интрогрессивный генпул; НГП — неидентифицированные генпулы.

Показанные на рис. 1 неидентифицированные генпулы (НГП) представляют собой таксономически неопределенные природные популяции, несущие специфические комбинации морфологических признаков. Ряд таких популяций рода *Elymus* был обнаружен и собран нами в разных районах Азиатской части России и в настоящее время проходит биосистематическую проработку.

Литература

Агафонов А.В. Принцип Рекомбинационных (РГП) и Интрогрессивных (ИГП) Генпулов в биосистематике рода Пырейник (*Elymus* L.) Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 1997. Т. IY. № 1. С. 81–89.

Агафонов А.В. Модель генпулов SH-геномных видов рода *Elymus* L. (*Triticeae*: *Poaceae*) Северной Евразии // Мат-лы XI съезда РБО. Барнаул: Изд-во АзБука. 2003. Т. 1. С. 231–233.

Агафонов А.В. Внутривидовая структура и репродуктивные отношения между *Elymus mutabilis* и *E. transbaicalensis* (Poaceae) в Южной

Сибири с позиций таксономической генетики // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1490–1501.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Губполитграфотдел. 1920. 16 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.–Л.: Сельхозгиз. 1935. 56 с.

Герус Д.Е., Агафонов А.В. Моделирование интрогрессивных процессов между *Elymus fibrosus* и *E. caninus* и их регистрация с помощью одномерного SDS-электрофореза // Генетика. 2006а. Т. 42, № 12. С. 1405–1413.

Герус Д.Е., Агафонов А.В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и морфологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал <journal.csbg.ru>. 2006b. Т. 1. Вып. 1. С. 67–76.

Герус Д.Е., Агафонов А.В. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (Triticeae: Poaceae) и некоторых морфологических близких видов Горного Алтая // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал <journal.csbg.ru>. 2007. Т. 2. Вып. 1. С. 17–25.

Тахтаджян А.Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 331–345.

Anderson E., Hubricht L. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization // Amer. J. Bot. 1938. V. 25. P. 396–402.

К ИЗУЧЕНИЮ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ЛАПЧАТОК (*POTENTILLA*, *ROSACEAE*) И МЯТЛИКОВ (*POA*, *POACEAE*) В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ И НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

Гнутиков А.А.[1], Моторыкина Т.Н.[2], Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г.[3]

[1]Иркутск, АНО «Байкальский исследовательский центр», Иркутский госуниверситет
[2]Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
[3]Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

На восточной окраине Азиатского материка роды *Potentilla* L. и *Poa* L. представлены богато и разнообразно: для флоры российского Дальнего Востока (РДВ) указывается 66 видов лапчатки (Якубов, 1996) и 72 вида мятлика (Пробатова, 2007).

Potentilla и *Poa* – примеры очень сложных родов соответствующих семейств, если принять во внимание трудности разграничения многих таксонов, недостаточную изученность таксономической ценности многих признаков, полиморфизм у многих видов. Изучению чисел хромосом и ценности их для систематики у лапчаток Северо-Востока Азии была посвящена специальная работа П. Г. Жуковой и В. В. Петровского (1985); мятлики РДВ изучались нами в кариосистематическом отношении с конца 1960-х гг. (см. Агапова и др., 1993; Пробатова, 2007).

Несмотря на очень далекое положение друг от друга в системе цветковых растений, роды *Potentilla* L. и *Poa* L. (оба рода были описаны Линнеем), как ни удивительно, – во многих аспектах сходны, и в частности, в том, что касается кариотаксономической ситуации и эволюционных отношений видов в этих родах. Оба рода – крупные (около 500 видов) и широко распространены на Земном шаре, особенно – в северном полушарии, в умеренных и субтропических областях; оба рода – несомненно, прогрессирующие, представлены большим разнообразием видов, т.е. обнаруживают широкую таксономическую и эколого-географическую дифференциацию; оба рода богато представлены и в Байкальской Сибири (БС), и на российском Дальнем Востоке (РДВ).

Системы этих родов постоянно совершенствуются, причем время от времени часть видов выделяются в самостоятельные роды (например, *Sibbaldianthe и Dasiphora* – из *Potentilla*; *Arctopoa* и *Ochlopoa* – из *Poa*).

Оба рода эволюционировали при одном основном, или базовом, числе хромосом x = 7, которое, к тому же, многими авторами считается первичным (анцестральным); в обоих родах широко представлены виды – полиплоиды, гибридогенные виды и спонтанные гибриды, что неоспоримо свидетельствует о важной роли гибридизационных процессов в эволюции этих родов.

В каждом из родов встречаются виды полиморфные, причем нередко наблюдается внутривидовой кариологический полиморфизм (два или более уровней плоидности, встречаются и анеуплоидные расы); в обоих родах имеет место апомиксис. В каждом из родов имеются виды – первичные диплоиды (с 2n = 14), при этом диплоидное число константно, других чисел хромосом, кроме диплоидного, внутри вида не наблюдается (*Poa)* или же такие случаи редки и нуждаются в уточнении (у *Potentilla*).

В обоих родах имеются виды – антропофиты, отражающие различные стадии деградации естественных растительных сообществ и ландшафтов, и виды слабо антропотолерантные, выпадающие при подобных воздействиях.

Изучение таксономического разнообразия, экологии и распространения лапчаток в Приморском крае и Приамурье проводит Т. Н. Моторыкина (Толмачева), числа хромосом лапчаток и мятликов Байкальской Сибири и Дальневосточного региона (преимущественно его южной половины) определяли Э. Г. Рудыка, А. А. Гнутиков и А. В. Шатохина, в ходе кариологического изучения флоры БС и РДВ. Ниже представляем краткий отчет о полученных данных и их предварительный анализ. При этом нами были использованы литературные источники (Агапова и др., 1993; Пробатова, 2007; Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007).

Наши и литературные данные по числам хромосом у лапчаток позволяют выделить следующие группы видов (звездочка при числе указывает на полученные нами данные).

Примеры видов лапчатки БС и (или) РДВ, сформировавшихся:

а) на диплоидном уровне, 2x (2n = 14*): *Potentilla fragarioides*, южносибирско-дальневосточный опушечно-лесной вид; *P. stolonifera,* западнопацифический прибрежноморской (супралиторальный) вид; *P. centigrana*, амуро-японский лесной вид; *P. chinensis,* амуро-корейский лугово-степной и скальный вид; *P. cryptotaeniae,* амуро-японский лесной вид, слабый антропофит; *P. flagellaris,* южносибирско-амурский лугово-степной вид, слабый антропофит; *P. freyniana,* амуро-японский луговой вид; *P. longifolia,* преимущественно южносибирско-центральноазиатский (заходящий на Верхний Амур) лугово-степной и скально-осыпной вид; *P. rugulosa,* приморско-корейский скальный вид (встречается преимущественно вдоль морского побережья); *P. vulcanicola*, эндем Камчатки, скальный вид; *P. rupifraga,* охотский эндем, прибрежноморской скальный вид; *P. amurensis,* эндем бассейна Амура, отмельный вид;

б) на тетраплоидном уровне, 4x (2n = 28*): *P. anserina,* космополитный отмельно-луговой и полусорный вид, антропофит; *P. pacifica,* северопацифический прибрежноморской (лугово-болотный) вид, галофит; *P. tergemina,* сибирско-дальневосточный лугово-степной вид, слабый антропофит;

в) на гексаплоидном уровне, 6x (2n = 42*): *P. canescens,* евросибирско-средиземноморский вид, на РДВ – заносный (вид слабоизученный, так что это число хромосом, возможно, у него – не единственное);

г) на декаплоидном уровне, 10x (2n = 70*): *P. megalantha,* западнопацифический прибрежноморской (скальный) вид, галофит, встречается на Курильских островах.

Примеры видов, имеющих по два или несколько цитотипов, с разными уровнями плоидности, при этом, диплоидного (2x) – не выявлено:

Potentilla miyabei (2n = 28*, 56), южнокурильско-японский высокогорный скально-осыпной вид;

P. bifurca (2n = 28*, 56), восточноевропейско-южносибирско-центральноазиатский лугово-степной вид, антропофит, на РДВ – заносный;

P. semiglabra (2n = 28*, 56*), преимущественно восточносибирско-амурский лугово-степной (отчасти отмельный) вид, антропофит, заносный в некоторых субрегионах РДВ;

P. supina (2n = 28*, 42*), голарктический отмельно-луговой и полусорный вид, очень полиморфный;

P. intermedia (2n = 28*, 35, 42*, 56), евросибирский вид, заносный на РДВ;

P. fragiformis (2n = 28*, 42, 56), северопацифический прибрежноморской вид, галофит, слабый антропофит, полиморфный вид.

P. norvegica (2n = 42, 56*, с.63, с.70, 70), почти космополитный отмельный и полусорный вид, очень полиморфный; на РДВ (как и во многих других регионах и странах) он, возможно, заносный;

P. arenosa (2n = 28*, 42, 49, 56, 70), восточноевропейско-южносибирско-дальневосточный опушечно-лесной и скально-отмельный вид, очень полиморфный.

Примеры видов, имеющих два или несколько цитотипов – диплоидный и полиплоидные:

Potentilla discolor (2n = 14*, 28*), амуро-корейский лугово-степной вид;

P. nudicaulis (2n = 14, 28*), евросибирско-дальневосточный лугово-степной (отчасти скально-осыпной) вид, антропофит;

P. multifida (2n = 14, 28*, с. 30, 42), евросибирско-центральноазиатский лугово-степной вид, антропофит; на РДВ – заносный;

P. nivea (2n = 14, 16, 28*, 42*, 49, 54–56, 56*, 63, с.70, 70), голарктический горнотундровый и скально-осыпной вид, чрезвычайно полиморфный;

P. argentea (2n = 14, 28*, 35, 42*, 56), евросибирский опушечно-луговой вид, антропофит, чрезвычайно полиморфный вид; на РДВ – заносный.

Примечательна большая группа диплоидных видов лапчатки, а также тот факт, что среди полиморфных видов с переменной плоидностью много антропофитов.

Среди диплоидов выделяется древняя группа диплоидных видов лапчатки, которая сформировалась, скорее всего, близ побережий Северной Пацифики; тогда, к примеру, приокеаническую часть обширного ареала *P. fragarioides* следует считать более древней, в сравнении с континентальной (и, тем более, – с сибирской). На морских побережьях Приморского края, Сахалина и Курильских островов *P. fragarioides* s. str. отличается выраженным полиморфизмом, встречаются приморские экотипы (Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006), что вполне согласуется с представлениями о морских побережьях РДВ как о зоне формо- и видообазования (Пробатова, Селедец, 1999). *Potentilla cryptotaeniae* (2n = 14) – один из древних восточноазиатских видов, высоко специализированный, он хорошо адаптирован к зоне муссонного климата: с наступлением влажного периода во второй половине лета его цветущие побеги прибиваются к земле, полегают, и в узлах стебля образуются розетки, которые потом укореняются, давая начало новым растениям.

По поводу *Potentilla discolor* можно предположить, что в бассейне оз. Ханка находится более древняя – диплоидная (с 2n = 14) часть ареала вида, и что тетраплоидная раса (с 2n = 28), выявленная нами на Верхнем Амуре, возможно, приурочена к нарушенным местообитаниям.

Род мятлик (*Poa* L.) занимает первое место по количеству видов в агростофлоре и Сибири (52 вида), и РДВ (72 вида), далеко превосходя все остальные роды злаков в этих регионах. Мятлики обнаруживают широкую эколого-фитоценотическую амплитуду: от типично лесных видов до степных и высокогорных (горнотундровых и видов нивального комплекса). Как в Сибири, так и на РДВ наибольшее число видов мятлика относятся к секциям *Poa* и *Stenopoa*. Для РДВ весьма характерны виды группы *Malacanthae* (секция *Poa*), тяготеющие к приокеаническим районам; в Сибири же, напротив, получили развитие аридные виды секции *Stenopoa.* В целом, секционный состав мятликов на РДВ более разнообразен.

Исследованные нами в последнее время виды мятлика (*Poa*) относятся главным образом к двум крупнейшим группам рода – секциям *Poa* и *Stenopoa,* которые, несомненно, являются прогрессирующими. В последнее время нами (Пробатова, 2007; Пробатова и др., 2006) было обосновано выделение в качестве особой секции (нотосекции) *Poastena* группы гибридогенных таксонов, сформировавшихся при участии представителей этих двух секций в приокеанических районах Северо-Западной Пацифики, и в частности, в районах активного вулканизма. Виды-диплоиды (вообще – редкие у мятликов) в этих секциях полностью отсутствуют.

В секции *Stenopoa* для видов характерна переменная плоидность, обычно два – три цитотипа (внутривидовых кариологических расы), примеры: *Poa stepposa* (2n = 28*, 42*), восточноевропейско-сибирско-дальневосточный опушечно-лесной и скально-осыпной вид; *P. urssulensis* (2n = 28*, 42*), центральноазиатско-сибирско-дальневосточный опушечно-лесной и скально-отмельный вид; *P. botryoides* (2n = 28*, 35, 42*), центральноазиатско-сибирско-дальневосточный скально-степной вид; *P. skvortzovii* (2n = 28*, 35*, 42*), амурокорейский опушечно-лесной и скальный вид; *P. pseudoattenuata* (2n = 28*, 42*, 56*), амуро-сахалинский скально-осыпной вид; *P. sichotensis* (2n = 42*, 49*, 49–50*, 56*, 70*), сихотэалинский эндемичный низкогорно-лесной вид, и т. д. На этом фоне весьма необычной для секции *Stenopoa* представляется выявленная нами константность числа хромосом у *Poa vorobievii* (2n = 28*), это прибрежноморской (скально-приморский) вид, с западно-япономорским ареалом. У некоторых других видов этой секции (например, *Poa palustris)* на РДВ и в БС также выявляется лишь тетраплоидное число хромосом 2n = 28, однако оно не является константным, судя по обширной литературе.

В секции *Poa* для видов также характерна переменная плоидность – весьма разнообразные (но- только полиплоидные!) числа хромосом, однако они, как правило, значительно выше (тетраплоидные цитотипы для видов этой секции не характерны), примеры: *Poa raduliformis* (2n = 42*, 70–72*), восточносибирско-дальневосточный опушечно-лесной вид; *P. sergievskajae* (2n = 42*, 56*), восточносибирско-дальневосточный опушечно-лесной и отмельный вид; *P. angustifolia* (2n = 56*, 63–64, 70–72), евразиатский лугово-степной и отмельный вид; *P. turneri* (2n = 42*, 63, с.64*), северопацифический прибрежноморской (луговой) вид; и т.д. Наше первое определение числа хромосом у *Poa pruinosa* с побережья Байкала показало 2*n* = 42*, и все же, мы предполагаем возможность существования у вида и других цитотипов. Однако, как и в секции *Stenopoa,* в секции *Poa* нам известен один вид – *P. tatewakiana,* для которого до сих пор многократные определения показали единственное число хромосом 2n = 42, западнопацифический прибрежноморской (скально-осыпной) вид.

В других секциях рода мятлик у видов известны константные числа хромосом (например, 2n = 14 – у *Poa sibirica, у P. pseudoabbreviata,* или 2n = 28 у *P. ussuriensis*), но существование одновременно ди- и полиплоидных цитотипов у одного и того же вида исключено. В случаях обнаружения подобного явления здесь необходимы таксономические решения.

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований: проекты №№ 04-04-49750, 07-04-00610.

Литература

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae – Zygophyllaceae*. СПб. 1993. 430 с.

Жукова П.Г., Петровский В.В. Цитотаксономические исследования некоторых видов рода *Potentilla* (*Rosaceae*) из Северной Азии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1070–1077.

Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Вып. 55. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 9 – 103.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.

Пробатова Н.С., Кожевников А.Е., Баркалов В.Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1–8 (1985–1996). Отв. ред. А.Е. Кожевников и Н.С. Пробатова. Владивосток: Дальнаука, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю., Нестерова И. А., Кудрин С. Г., Чубарь Е. А. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 7. С. 1117– 1134.

Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80– 92.

Якубов В.В. Род Лапчатка – *Potentilla L. //* Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПБ.: Наука, 1996. С. 168– 206.

СИСТЕМАТИКА *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПО НУКЛЕОТИДНЫМ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ СПЕЙСЕРОВ ITS ЯД-РДНК И *PSB*A-*TRN*H ХПДНК

Дегтярева Г.В., Клюйков Е.В., Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Пименов М.Г.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Основные трудности в систематике зонтичных связаны с проблемой установления границ и объемов родов. Значительное сходство внешней морфологии представителей разных родов приводит к нестабильности систематики семейства на уровне рода. Ключевым моментом при разработке системы семейства продолжает оставаться анализ небольших естественных групп в сопоставлении с близкими к ним таксонами. Важные результаты в этом отношении получены при ревизии группы геофильных зонтичных Средней Азии. Центральное место в этой группе занимает род *Elaeosticta* Fenzl, в настоящее время насчитывающий 26 видов. Ареал рода вытянут в широтном направлении от Средиземного моря на западе до Тянь-Шаня, Памиро-Алая и западных Гималаев на востоке. Многие виды рода *Elaeosticta* раньше относили к *Scaligeria* DC. В результате тщательного изучения карпологических и других морфологических признаков большинство видов *Scaligeria* оказалось возможным отнести к отдельному роду *Elaeosticta* (Клюйков и др., 1976). Затем к *Elaeosticta* были отнесены два вида рода *Muretia* Boiss. (Клюйков и др., 1978), один вид рода *Hyalolaena* Bunge (Пименов, Клюйков, 1982) и описаны два новых вида (Пименов, Клюйков, 1979; Клюйков, 2005). С использованием методов многомерной статистики на основе изучения широкого комплекса признаков была разработана новая система рода *Elaeosticta* (Пименов и др., 1981), в которой выделены 3 секции и 7 подсекций. С развитием молекулярно-биологических методов появилась возможность дополнить наши представления о границах рода *Elaeosticta* и его взаимоотношениях с другими геофильными зонтичными Средней Азии. С этой целью был проведен анализ нуклеотидных последовательностей ITS1,2 ядерной рибосомной ДНК и спейсерного участка *psb*A-*trn*H хлоропластной ДНК. Результаты изучения фрагментов ядерной ДНК свидетельствуют в пользу монофилии рода *Elaeosticta*, подтверждая тем самым таксономическую значимость признаков, использованных при выделении этого рода, а именно довольно редкий в семействе зонтичных экзокарп, состоящий из очень крупных тонкостенных клеток, отсутствие зубцов чашечки и наличие листочков оберток и оберточек. Таким образом, наши данные уверенно подтверждают разделение родов *Elaeosticta* и *Scaligeria*. Интересно, что вид *Elaeosticta tschimganica*, для которого характерен зародыш с одной семядолей, не группируется с *Scaligeria napiformis*, также имеющей односемядольный зародыш. Однако группировки, выявляемые на филогенетическом дереве, достаточно слабо согласуются с разделением видов на секции и подсекции. Часть клад филогенетического дерева в целом соответствуют близости видов, выявляемой по морфологии (*E. alaica–E. buharica*; *E. hirtula–E. transcaspica–E. tschimganica*; *E. elata–E. nodosa–E. ramosissima–E. korovinii*; *E. conica–E. samarkandica*). В других случаях наблюдается противоречие (*E. lutea* и *E. transitoria*; *E. polycarpae* и *E. buharica*; *E. ferganensis* и *E. knorringiana*). Нередко выявленные группировки оказываются больше связанными с географическим распространением видов, чем с морфологическими особенностями.

Спейсер *psb*A-*trn*H хпДНК в изучаемой группе геофильных зонтичных по сравнению с другими таксонами Umbelliferae (Дегтярева, 2007) имеет рекордно короткую длину (113–120 нуклеотидов), предположительно обусловленную крупными делециями на 3’-конце. Этот факт подтверждает близкое родство рода *Elaeosticta* с такими таксонами, как *Bunium*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Mogoltavia* и *Oedibasis*, выявленное нами по результатам анализа последовательностей ITS яд-рДНК. Однако последовательности *psb*A-*trn*H оказались достаточно консервативными для выявления взаимоотношений между этими таксонами. Помимо этого, многие замены, обнаруживаемые в спейсере *psb*A-*trn*H, предположительно носят гомопластичный характер. Прежде всего, это небольшие инверсии между короткими обращенными повторами, часто наблюдаемые в некодирующих участках хлоропластного генома в целом и сходные у неродственных таксонов (Kelchner, Wendel, 1996; Kim, Lee, 2005; Logacheva, 2008). Также были обнаружены сходные точечные замены у некоторых видов *Elaeosticta* и *Bunium*, видимо, способствующие стабилизации вторичной структуры спейсера. Интересно отметить, что точечные замены, в меньшей степени влияющие на стабильность вторичной структуры, маркируют некоторые группировки в пределах *Elaeosticta*, выявленные по результатам анализа последовательностей ITS яд-рДНК.

Таким образом, анализ нуклеотидных последовательностей изученных участков подтверждает правильность разделения родов *Scaligeria* и *Elaeosticta* и родство последнего с *Bunium*, *Galagania*, *Hyalolaena*, *Oedibasis* и *Mogoltavia*. Обнаруженные особенности хлоропластного спейсера у изученной группы указывают на необходимость анализа микроструктурных изменений (вставки/выпадения нуклеотидов, инверсии) и вторичной структуры для выявления гомопластичных событий.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 06-04-48484, 07-04-00270).

Литература

Дегтярева Г.В. Анализ соответствия молекулярных и морфологических данных при анализе филогении на примере семейств бобовые (*Leguminosae*) и зонтичные (*Umbelliferae*): Дисс... канд. биол. наук. М., 2007. 212 с.

Клюйков Е.В. Новый вид рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) из Ирана // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1073–1076.

Клюйков Е.В., Пименов М.Г. Ботанико-географический анализ рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*) // Бюл. МОИП, отд. биол. 1978. Т. 83. № 5. С. 100–115.

Клюйков Е.В., Пименов М.Г., Тихомиров В.Н. Elaeosticta Fenzl – род семейства *Umbelliferae*, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. // Бюл. МОИП, отд. биол. 1976. Т. 81. № 6. С. 83–94.

Клюйков Е.В., Пименов М.Г., Тихомиров В.Н. Дополнения и уточнения к систематике рода *Elaeosticta* Fenzl и близких таксонов *Umbelliferae-Apioideaea* // Бюл. МОИП, отд. биол. 1978. Т. 83. № 6. С. 100–107.

Пименов М.Г., Клюйков Е.В. Новый вид рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*) из западного Памиро-Алая // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1312–1313.

Пименов М.Г., Клюйков Е.В. Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae-Apioideaea* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 873–889.

Пименов М.Г., Клюйков Е.В., Терехин А.Т., Девяткова Г.Н. Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 328–340.

Kelchner S.A., Wendel J.F. Hairpins create minute inversions in non-coding regions of chloroplast DNA // Curr. Genet. 1996. Vol. 30. P. 259–262.

Kim K.-J., Lee H.-L. Widespread occurance of small inversion in the chloroplast genomes of land plants // Mol. Cells. 2005. Vol. 19. P. 104–113.

Logacheva M.D., Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G. ITS phylogeny of West Asian *Heracleum* species and related taxa of *Umbelliferae-Tordilieae* W.D.J.Koch, with notes on evolution of their *psb*A-*trn*H sequences // Pl. Syst. Evol. 2008. Vol. 270. P. 139–157.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК SPELT 1 И SPELT52 ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ЭВОЛЮЦИИ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ МЕТОДОМ ГИБРИДИЗАЦИИ IN SITU

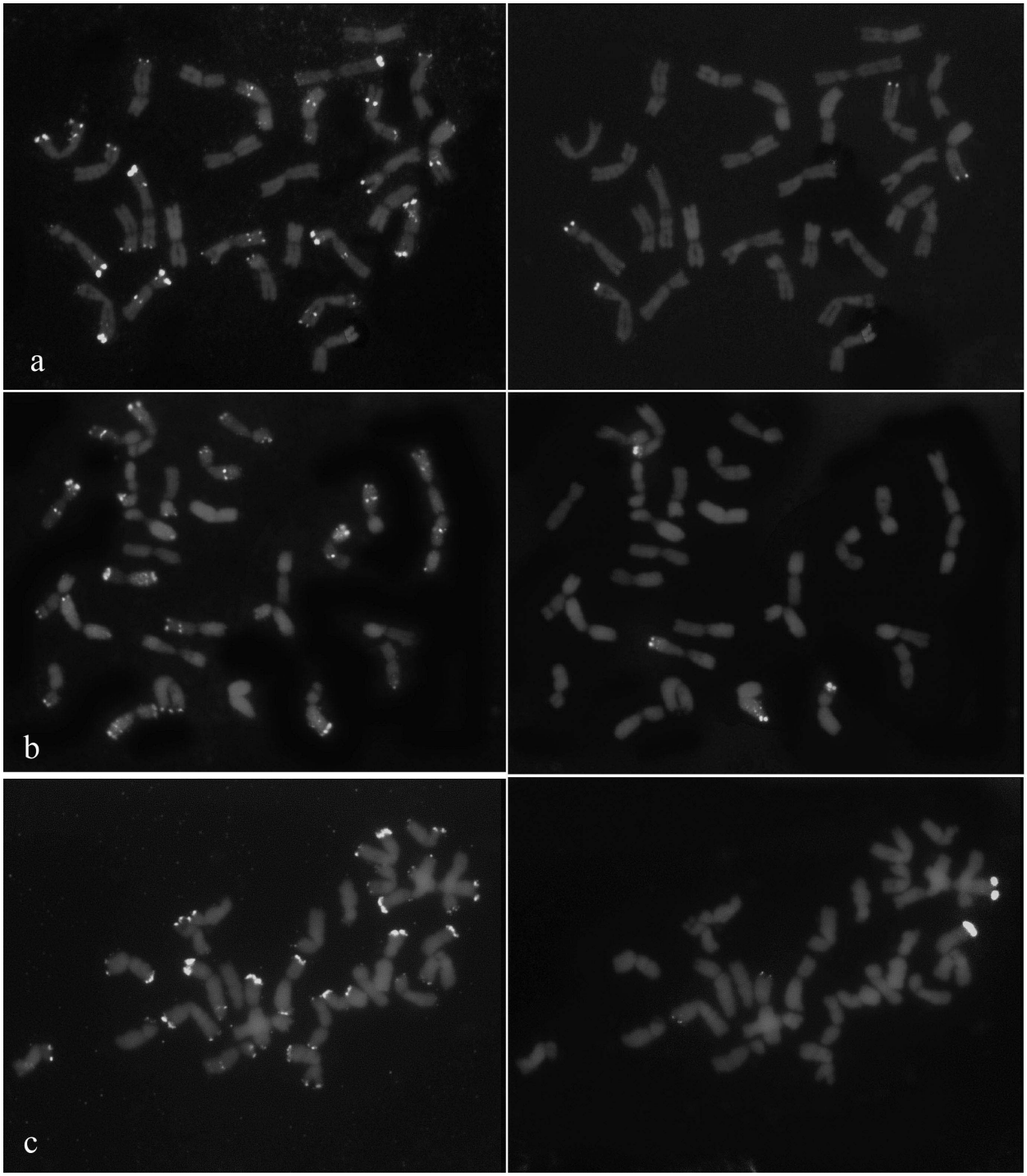
Зощук Н.В., Зощук С.А., Амосова А.В., Бадаева Е.Д.

Москва, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН e-mail: znv@hotbox.ru

С помощью флуоресцентной гибридизации in situ (FISH) исследовано распределение двух семейств тандемно повторяющихся последовательностей ДНК – Spelt1 и Spelt52 (Salina et al., 1998) –на хромосомах 33 образцов восьми полиплоидных видов пшеницы группы Emmer (*Triticum dicoccoides, T. dicoccum, T. durum, T. polonicum, T. carthlicum, T. aethiopicum*, *T. aestivum* и *T. spelta)* и 10 образцов трех полиплоидных видов пшеницы группы Timopheevi [*Triticum araraticum (7), T. timopheevii (2)* и *T. kiharae* (1)]. а также 4 образцов *Aegilops* (*Ae. speltoides, Ae. kotschyi* и *Ae. peregrina*). Было установлено, что оба типа последовательностей расположены в субтеломерных участках хромосом.

Сравнение картины гибридизации последовательности Spelt1 на хромосомах полиплоидных линий пшеницы группы Emmer и другой, более молодой в эволюционном отношении, группы Timopheevi показало, что общее количество сайтов гибридизации и их размер на хромосомах видов пшеницы группы Emmer было значительно меньше. У разных образцов линий пшеницы группы Emmer этот повтор обнаруживался как в коротких, так и в длинных плечах хромосом 2A и 6B, на коротком плече 1B хромосомы и только на длинных плечах хромосом 2B и 3B. У видов группы Timopheevi сигналы наблюдались только в $2A^tL$ и 6GS, а на хромосомах 3B и 3G они обнаруживались в разных плечах.

Сравнение распределения Spelt1 и Spelt52 повторов на хромосомах полиплоидных пшениц групп Эммер и Timopheevi с диплоидным *Ae. speltoides*, предполагаемым донором G-генома, выявило снижение уровня гибридизации, выражающееся как в уменьшении числа сайтов на геном, так и снижении их размеров. Предполагают, что это может быть связано как с элиминацией повторов при полиплоидизации и последующей эволюции пшеницы, так и «эффектом основателя», поскольку в синтезе предковой формы пшеницы Тимофеева мог участвовать генотип *Ae. speltoides* (высоко полиморфного по распределению Spelt1 и Spelt52 последовательностей вида), локализация повторов на хромосомах которого была сходна с таковой у современной пшеницы.



Распределение повторов: pSc119.2 (слева), Spelt1 (справа,a и b) и Spelt52- (справа,c) на хромосомах *T. dicoccoides* IG116181(Турция) [a], T. *dicoccoides* IG46148 (Турция) [b], *Ae. peregrina* TA1885 (c).

Второй тандемный повтор Spelt52 был выявлен в субтеломерных участках двух пар хромосом эгилопсов. Хромосомное распределение и интенсивность сигналов Spelt52 повтора были неизменными у *Ae variabilis (peregrina)*TA1893/ *Ae peregrina* TA1885 (рисунок).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00302-а).

Литература

Зощук С.А., Бадаева Е.Д., Зощук Н.В., Адонина И.Г., Щербань А.Б., Салина Е.А. Исследование внутривидовой дивергенции пшениц группы Timopheevi методом гибридизации in situ с семействами тандемных повторов Spelt1 и Spelt52 // Генетика. 2007. Т.43. №6. С. 1–11.

Salina E.A., Pestsova E.G., Adonina I.G., Vershinin A.V. Identification of a new family of tandem repeats in Triticeae genomes // Euphytica. 1998. V. 100. P. 231–237.

Salina E.A., K.Yoong Lim, Badaeva E.D., Shcherban A.B., Adonina I.G., Amosova A.V., Samatadze T.E., Vatolina T.Y.,. Zoshchuk S.A., Leitch A.R. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section *Sitopsis* and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat poplyploids // Genome. 2006. V.49

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ОВОГО СЕМЕЙСТВА ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ FAT1

Зощук С.А., Зощук Н.В., Бадаева Е.Д.

Москва, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, slavazo@mail.ru

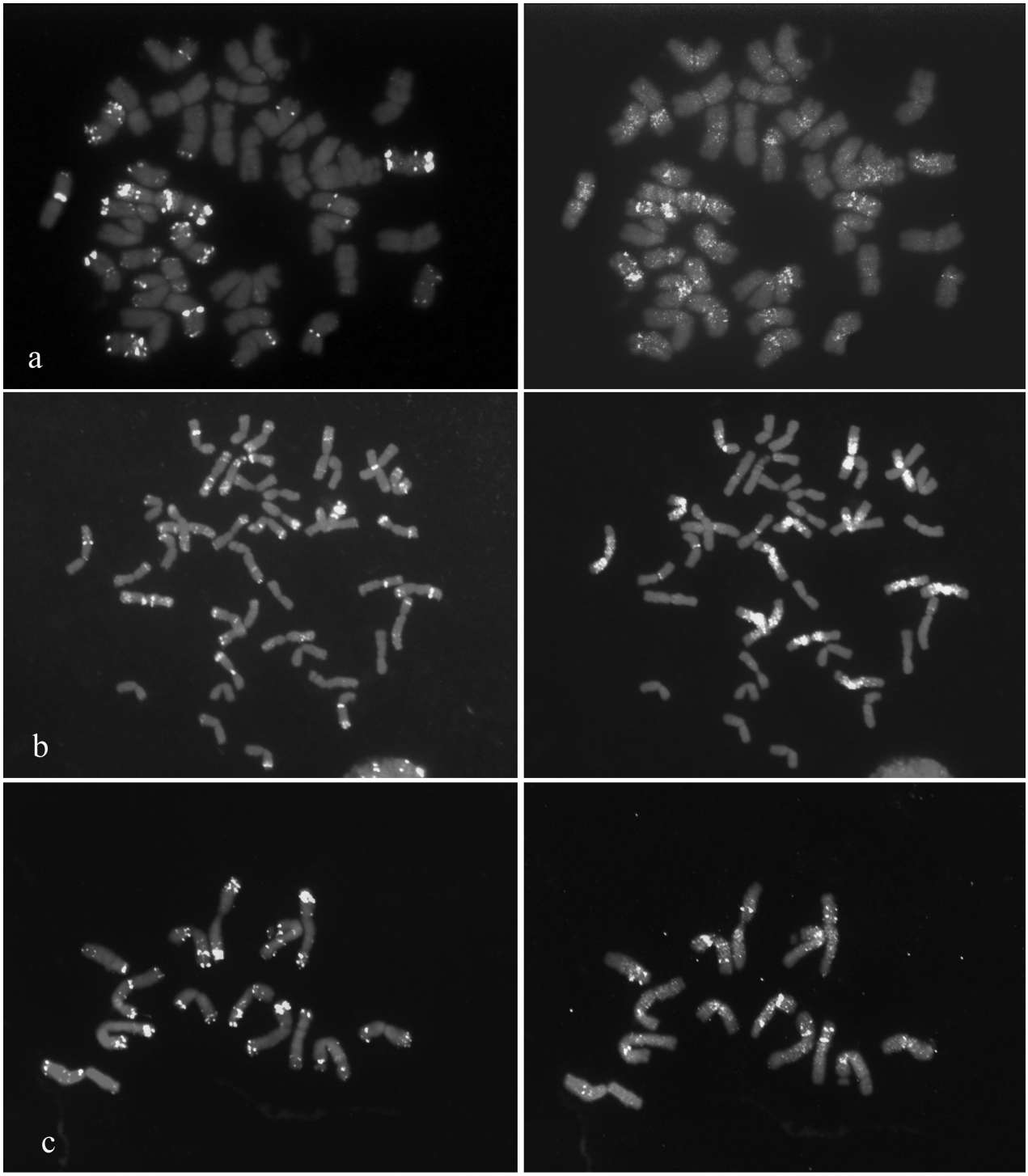
С помощью гибридизации *in situ* с новым семейством тандемно повторенных последовательностей ДНК (FAT), полученным из BAC-библиотеки 3B хромосомы пшеницы (Safar et al., 2004), исследована эволюция кариотипов злаков. Проведенный в национальном институте сельско-хозяйственных ресцурсов (INRA, Клермон-Ферран, Франция) молекулярный анализ показал, что длина FAT последовательности составляет 500 п.н., и она содержит сайты рестрикции эндонуклеазы *Fat1*. По данным (Paux *et al.* 2006), B-геном пшеницы содержит около 70 000 копий FAT-последовательности, что составляет около 5% его размера. Качественную оценку содержания и распределения повтора проводили методом двойной флуоресцентной in situ гибридизации, где для идентификации хромосом B- и D- геномов использовались пробы pSc119.2 (120 п.н.) и pAs1 (1000 п.н.).

Всего в работе было проанализировано 36 образцов 25 видов *Aegilops* (десять диплоидных, двенадцать тетраплоидных и три гексаплоидных), а также 17 образцов 8 видов рода *Triticum,* 4 вида *Hordeum, Secale cereale,* одной формы первичного гексаплоидного тритикале, *Agropyron glaucum* и *Avena magna* (Таблица). Проведенный анализ показал, все хромосомы изученных видов эгилопсов, пшеницы и ржи (A, B, D, G, C, S, U, M, N, I, R-геномы) в разной степени гибридизуются с FAT-последовательностью. Исключение составили только виды ячменя и *A. magna*, на хромосомах которых не было выявлено четких гибридизационных сигналов. Наиболее интенсивная гибридизация наблюдалась на хромосомах D-генома эгилопсов и пшениц и S-геноме *A. glaucum* (ранее предполагалось, что FAT-последовательность может быть B-геном специфичной, подобно хорошо изученной и широко используемой в гибридизации in situ пробе pSc119. 2).хорошая гибридизации также отмечена на хромосомах M- и N-геномов *Aegilops,* тогда как на остальных геномах гибридизация была значительно слабее.

Изложенные факты позволяют предположить, что в ходе эволюции злаков Fat1 повтор мог впервые появиться на этапе дивергенции представителей рода *Hordeum* от общего предка, которая по приблизительным оценкам произошла 11 млн лет назад (Huang *et al.* 2002). Последующая эволюция сопровождалась увеличением содержания данного повтора, которое достигло максимальных значений в S-геноме видов рода *Agropyron* и D геноме видов *Aegilops-Triticum,* являющихся наиболее молодыми в эволюционной цепи злаков (Флейвел 1986).

У всех изученных злаков мечение проходило по всей длине хромосом, с преимущественной локализацией в проксимальных областях, и носило в основном диффузный характер. Наиболее интенсивная гибридизация выявлена на хромосомах 4, 1, 6 и 7 групп D, M и N-геномов, у них, помимо диффузного мечения, отмечены также кластерные сигналы (рисунок). Характер распределения пробы сохраняется в межвидовых и межродовых гибридах. У *Ae. tauschii* выявлен незначительный внутривидовой полиморфизм распределения FAT-последовательности, у остальных видов гибридизация этой пробы на хромосомах разных образцов проходила одинаково.

Результаты наших исследований позволяют рекомендовать использовать FAT-последовательность, наряду с pAs1 клоном, для идентификации хромосом и геномов и исследования эволюции кариотипов D-геном содержащих видов *Aegilops* и рода *Agropyron*.



Распределение pAs1 (слева) и Fat1 (справа) повторов на хромосомах *Aegilops vavilovii (a), Agropyron glaucum (b), Ae. tauschii (c)*

Растительный материал, использованный в работе

Род	Вид	Плоидность	Геномный состав
Aegilops	*Ae. speltoides*	2n = 2x = 14	S
	Ae. longissima		S^l
	Ae. taushii		D
	Ae. umbellulata		U
	Ae. sinskyi		A
	Ae. caudata		C
	Ae. searsii		S^c
	Ae. bicornis		S^b
	Ae. sharonensis		S^{sh}
	Ae. uniaristata		N
	Ae. columnaris	2n = 4x = 28	XU
	Ae. biuncialis		$U^b M^b$
	Ae. ventricosa		D^v N
	Ae. triuncialis		UC
	Ae. crassa		X $^{cr}D^1$
	Ae. cylindrica		CD
	Ae. variabilis		US
	Ae. kotschyi		US
	Ae. peregrina		US
	Ae. variabilis (peregrina)		US
	Ae. triaristata		XU
	Ae. ovatum		MU
	Ae. trivialis	2n = 6x = 42	$X^{cr}D^1D^2$
	Ae. recta		XUN
	Ae. vavilovii		DXS
Triticum	*T. boeoticum*	2n = 2x = 14	A^b
	T. monococcum		A^m
	T. urartu		A^u
	T. timopheevi	2n = 4x = 28	AG
	T. dicoccoides		AB
	T. aestivum	2n = 6x = 42	ABD
	T. kiharae		A^tDG
Triticale		2n = 6x = 42	ABR
Hordeum	*H. spontaneum*	2n = 2x = 14	I
	H. vulgare		I
	H. chilense	2n = 4x = 28	HH
	H.geniculata		XX_1
Secale	*S. cereale*	2n = 2x = 14	R
Avena	*A. magna*	2n = 2x = 14	AC
Agropyron	*A. glaucum*	2n = 2x = 14	X

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 08-04-00302-а).

Литература

Флейвел Р. Амплификация, делеция и перегруппировка последовательностей: основные источники изменчивости в процессе дивергенции видов. Эволюция генома. Мир, Москва, 1986. С. 291–312.

Huang S., Sirikhachornkit A., Su X., Faris J., Gill B., Haselkorn R., Gornicki P. Genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase of the *Triticum/Aegilops* complex and the evolutionary history of polyploid wheat //Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2002. Vol. 99. P. 8133–8138.

Paux E., Roger D., Badaeva E., Gay G., Bernard M., Sourdille P., Feuillet C. Characterizing the composition and evolution of homoeologous genomes in hexaploid wheat through BAC-end sequencing on chromosome 3B //The Plant Journal. 2006. Vol. 48. P. 463–474.

Safár J., Bartos J., Janda J., Bellec A., Kubaláková M., Valárik M., Pateyron S., Weiserová J., Tusková R., Cíhalíková J., Vrána J., Simková H., Faivre-Rampant P., Sourdille P., Caboche M., Bernard M., Dolezel J., Chalhoub B. Dissecting large and complex genomes: flow sorting and BAC cloning of individual chromosomes from bread wheat //Plant J. 2004 Sep. Vol. 39. № 6. P. 960–968.

ЯДРЫШКОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ АВТОТРАНСПОРТНЫМ КОМПЛЕКСОМ

Калаев В.Н., Логачева А.А.

Воронеж, Воронежский государственный университет

Ведущую роль в загрязнении воздушного бассейна играет автомобильный транспорт. Вклад которого в отдельные в загрязнение атмосферного воздуха г. Воронежа составляет от 83 до 91% . В связи с этим важным является создание высокоустойчивых к загрязнению лесонасаждений в близи автотрасс. Ценной древесной породой используемой в том числе и для создания защитных лесополос и рекреационных зон около промышленных предприятий является дуб черешчатый (Quercus robur L.). Чувствительной цитогенетической характеристикой стрессового воздействия на организм является ядрышковые показатели, которые можно использовать для выявления влияния на геном неблагоприятных факторов еще на уровне функциональных перестроек генома. В связи с чем нами была предпринята попытка провести исследования ядрышковых характеристик (площади поверхности одиночных ядрышек, частоты встречаемости различных типов, а также корреляционных связей ядрышковых характеристик друг с другом), для того чтобы оценить влияние автотранспорта на цитогенетическую систему семенного потомства дуба черешчатого. Исследования проводили в районе 9 км Задонского шоссе (трасса Воронеж-Москва) на опытных площадях, непосредственно прилегающих к автомагистрали и на территории, расположенной в глубине лесного массива на расстоянии приблизительно 1 км от дороги. Сбор, проращивание и фиксацию материала осуществляли по описанной ранее методике (Буторина и др., 2000). Всего было проанализировано 6900 клеток от 46 проростков. В результате проведенных исследований выявлено, что на опытной территории расположенной вблизи автомагистрали отмечается рост площади поверхности одиночных ядрышек по сравнению проростками желудей деревьев, произрастающих на территории удаленной от дороги (84,6±3,1 мкм^2 и 75,6±3,7 мкм^2, соответственно, различия между территориями достоверны ($P<0,05$)). Указанное явление можно объяснить усилением метаболической активности в клетках проростков желудей под воздействием загрязнения, обусловленного выхлопными газами автотранспорта. Анализ площади поверхности ядрышек различных типов выявил, что вблизи автомагистрали у проростков желудей происходит увеличение по сравнению с проростками желудей, собранных на удаленной от дороги территории площади поверхности только умеренноактивных ядрышек «кора-сердцевина вакуолизированные» (89,0±3,1 мкм^2 и 79,8±3,6 мкм^2, соответственно ($P<0,05$)) и вакуолизированных ядрышек (37,1±7,0 мкм^2 и 18,4±7,6 мкм^2, соответственно ($P<0,05$)). Площадь поверхности высокоактивных ядрышек практически не изменяется и составляет для ядрышек «кора-сердцевина» (65,5±2,7 мкм^2 и 65,5±3,6 мкм^2, соответственно) и компактных ядрышек (15,7±3,9 мкм^2 и 22,9±6,0 мкм^2, соответственно). Изменение площади поверхности одиночных ядрышек можно рассматривать, как попытку компенсировать умеренную активность ядрышек их большей площадью поверхности. Данное предположение подтверждается отрицательной корреляцией между% встречаемости клеток с ядрышками типа «кора-сердцевина» с площадью поверхности одиночных ядрышек (территория у дороги $r= - 0,4759$ ($P<0,05$) и $r= - 0,4875$ ($P<0,05$)). На препаратах проростков желудей, собранных у дороги, отмечается снижение ($P<0,05$) доли высокоактивных ядрышек «кора-сердцевина» до 17,7±2,0% по сравнению с этим показателем на территории, удаленной от дороги (27,7±3,3%) и возрастание доли ($P<0,05$) умеренноактивных ядрышек «кора-сердцевина вакуолизированные» до 80,6±2,1% (удаленная от дороги территории (71,1±3,5%)), вакуолизированных ядрышек до 0,9±0,2% (удаленная от дороги территории (0,6±0,2%)). На территории у дороги возрастает число достоверных корреляций ядрышковых характеристик между собой до 49, на удаленной от трассы от трассы территории -39, что согласуется с концепцией Ростовой (1999) об усилении связи морфофизиологических показателей организма друг с другом в условиях стресса. Особый интерес представляет, на наш взгляд, корреляция между стандартным отклонением площади поверхности и ядрышек и средним значением указанного показателя, что свидетельствует о существовании в корневой меристеме популяций клеток с высокой и низкой синтетической активностью причем, причем дифференцировка популяций наиболее четко проявляется у проростков с высокой ядрышковой активностью.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ для поддержки молодых российских ученых (грант МК-3481.2007.4).

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНОУРАЛЬСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА СОСНОВЫЕ (PINACEAE LINDL.)

Калашник Н.А.

Уфа, Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН

Основная цель наших исследований – изучение закономерностей эволюционного преобразования кариотипов и хромосомных механизмов адаптации хвойных видов, произрастающих в различных экологических условиях. С

этой целью нами изучена структура кариотипов южноуральских представителей семейства Сосновые – сосны обыкновенной, лиственницы Сукачева, ели сибирской и пихты сибирской, выявлены особенности мутационного процесса в соматической и генеративной тканях, определена степень активности рибосомальных генов.

В качестве материала использовались соматическая (меристема проростков семян) и генеративная (мужской гаметофит) ткани хвойных видов. Изучалась структура кариотипов (Правдин,1972), определялись частоты хромосомных мутаций на различных стадиях митотического (метафаза, ана-телофаза) и мейотического (метафаза I и метафаза II, ана-телофаза I и ана-телофаза II) циклов, аномальность и фертильность пыльцевых зерен (Паушева,1980), а также показатели ядерно-ядрышковых отношений, как параметры оценки уровня активности генов р-РНК, обеспечивающих белоксинтетические процессы (Муратова,1995).

С использованием комплекса цитогенетических методов исследованы десятки пробных площадей из естественных насаждений указанных представителей семейства Сосновые, произрастающих в различных экологических условиях на территории Южного Урала, в том числе в контрастном природном климате (высокогорья, равнины, поймы рек) и при промышленном загрязнении различной степени интенсивности в сравнении с контрольными условиями.

В результате исследований определено, что у всех исследованных видов соматическое число хромосом 2n=24, в исследованной нами меристематической ткани проростков семян очень редко встречаются отдельные анеуплоидные клетки с числом хромосом 22, 23 или 25 и еще реже полиплоидные клетки с числом хромосом 48. Все это свидетельствует о высокой стабильности исследованных видов по числу хромосом. Хромосомы изученных нами видов имеют крупные размеры, хорошо окрашиваются и четко выражены по форме. У сосны обыкновенной их абсолютная длина составляет 9–20мкм, среднее значение суммарной длины 330–380мкм. У ели сибирской и пихты сибирской абсолютная длина хромосом 8–15мкм, среднее значение суммарной длины 270–320мкм. У лиственницы Сукачева абсолютная длина хромосом составляет 7–13мкм, среднее значение суммарной длины 240–260мкм. Согласно классификации морфометрических типов хромосом (Levan et al., 1964), в хромосомных наборах исследуемых видов определены два типа хромосом – метацентрики и субметацентрики. У сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской большее число хромосом в наборах метацентрического типа и только 1–3 пары являются субметацентриками. В хромосомных наборах лиственницы Сукачева метацентрические и субметацентрические хромосомы представлены в равной степени. Характерным признаком исследованных видов является наличие в их кариотипах вторичных перетяжек хромосом.

У исследуемых видов в изученных нами условия произрастания выявлен высокий полиморфизм по морфометрическим параметрам хромосом и суммарной длине диплоидного набора, а также по числу вторичных перетяжек на кариотип, частоте их встречаемости в хромосомных наборах и локализации на хромосомных плечах. Наиболее показательным отличием хвойных насаждений из условий высокогорий, а также критического и сильного промышленного загрязнения является наличие в их хромосомных наборах большего числа вторичных перетяжек, чем в насаждениях из равнинных и относительно чистых условий произрастания. Так, в условиях высокогорий и промышленного загрязнения в хромосомных наборах сосны обыкновенной и ели сибирской наблюдается 6–8, пихты сибирской 5–6, лиственницы Сукачева 4–5 постоянных вторичных перетяжек. В равнинных и относительно чистых условиях произрастания на метафазных пластинках сосны обыкновенной и ели сибирской обнаружено 3–5, пихты сибирской 3–4, лиственницы Сукачева 1–3 постоянных вторичных перетяжки.

Подтверждением более высокой степени активности рибосомальных генов в условиях высокогорий и сильного промышленного загрязнения являются показатели средних значений ядерно-ядрышковых отношений, которые на пробах из условий природного и антропогенного стресса, как правило, на 3–4 единицы ниже, чем на контрольных (чем меньше показатель, тем больше относительный объем ядрышек). Это, несомненно, определяет тенденцию увеличения активности ядрышкообразующей системы в экстремальных условиях.

Результаты исследования уровня хромосомных нарушений в соматической ткани хвойных показали, что в условиях загрязнения у всех из исследованных видов увеличивается процент аномалий и наблюдается более широкий их спектр. Так, уровень хромосомных нарушений выявленных на стадии ана-телофазы митоза в условиях критического загрязнения в 10,25–11,69 раза, в условиях сильного и умеренного загрязнения в 1,05–5,06 раза выше, чем в относительно чистых условиях. В условиях загрязнения, в основном, наблюдаются 4–6 из выявленных типов аномалий, а в контрольных и фоновых условиях, как правило, наблюдается не более 3–4 типов. Примечательно, что в условиях высокого техногенного загрязнения среди структурных мутаций основную долю составляют фрагментации хромосом, а среди геномных наиболее характерны случаи отрыва отдельных хромосом или группы хромосом от ахроматинового веретена. И то, и другое создает потенциальную возможность потери делящейся клеткой части хромосомного материала, что, безусловно, является патологическим фактором. В условиях высокогорий уровень хромосомных нарушений выявленных на стадии ана-телофазы митоза у сосны обыкновенной в 5,06–8,47 раза, а у ели сибирской в 2,16–3,06 раза выше, чем в равнинных условиях. Характерным в этих условиях является наличие большого числа хроматидных и хромосомных мостов, появление которых может быть обусловлено нарушением явления комплиментарности ввиду множественных хромосомных перестроек.

Уровень хромосомных нарушений выявленных на стадии метафазы митоза в условиях критического загрязнения в 7,5–16,05 раза, в условиях сильного и умеренного загрязнения в 1,25–3,50 раза выше, чем в фоновых условиях. В условиях загрязнения, как правило, наблюдаются 4–5 типов аномалий, а в контрольных и фоновых условиях, в основном, наблюдается не более 1–3 типов. Основную долю нарушений в условиях загрязнения составляют структурные мутации, представленные множественными фрагментациями хромосом, имеют место случаи обнаружения кольцевых и дицентрических хромосом. Геномных мутаций значительно меньше, в основном, это анеуплоидные или полиплоидные клетки, несколько реже клетки с дополнительными хромосомами. В условиях высокогорий уровень хромосомных нарушений выявленных на стадии метафазы митоза у сосны обыкновенной в 3,6–6,4 раза, а у ели сибирской в 1,5–2,5 раза выше, чем в равнинных условиях. Характерным в этих условиях является наличие большего числа кольцевых и дополнительных хромосом.

Результаты изучения генеративной ткани хвойных показали, что у всех исследуемых нами видов в пробах с загрязненных территорий аномалии в процессе мейоза наблюдаются значительно чаще, чем на контрольных пробах. Так, средний уровень нарушений на одну стадию мейоза в условиях загрязнения различной степени интенсивности составляет 2,1%–9,88%, в контрольных и фоновых условиях только 0,5%–1,8%. В условиях загрязнения наблюдается более широкий спектр нарушений, характерна более частая встречаемость нарушений структурного характера – фрагментаций, хромосомных мостов, кольцевых хромосом, отмечено также большое число отставаний, выбросов и слипаний хромосом. Наболее часто нарушения в процессе мейоза наблюдаются на стадии ана-телофазы II, в основном, за счет образования триад. У ели сибирской в горных условиях средний уровень нарушений на одну стадию мейоза составляет 2,33–3,2% , в условиях поймы реки только 0,5%.В горных условиях также наблюдается более широкий спектр нарушений, характерна частая встречаемость хромосомных мостов и триад.

Результаты исследования пыльцевых зерен показали, что в условиях загрязнения и высокогорий у исследованных хвойных видов увеличивается процент аномалий и наблюдается более широкий их спектр. Так, потенциальная фертильность пыльцы, выявленная использованными цитологическими методами, в условиях критического загрязнения составила 62,0%–68,6%; в условиях сильного загрязнения – 72,5% – 82,3%; в условиях умеренного загрязнения – 82,9%–89,4%; в относительно чистых, контрольных условиях – 82,4%–93,7%. В условиях высокогорий фертильность пыльцевых зерен составила 77,2% и 81,0%, в то время как в условиях поймы реки – 92,5%. В условиях загрязнения и высокогорий, в основном, наблюдаются 5–6 из выявленных типов аномалий. Более всего встречаются стерильные и мелкие пыльцевые зерна, а также пыльцевые зерна без воздушных мешков. В контрольных и фоновых условиях, как правило, наблюдается не более 3 типов аномалий.

В целом у исследованных южноуральских представителей семейства Сосновые из различных экологических условий произрастания обнаружены различия по структуре кариотипов, степени активности ядрышкового организатора хромосом и уровню мутационного процесса. Наблюдаемая у хвойных видов высокая хромосомная изменчивость по мнению различных исследователей может быть обусловлена обширностью занимаемых ими ареалов (Абатурова, 1978), географическими условиями произрастания (Кириченко, 1984; Шишниашвили, 1968), генетической адаптацией растений к экологическому разнообразию (Ильченко,1978; Кириченко,1984), а также генетико-автоматическими процессами, происходящими в малых изолированных популяциях (Бударагин, 1973). Результаты полученные нами также позволяют установить влияние фактора среды обитания на изменчивость у хвойных видов многих хромосомных характеристик, выявить некоторые тенденции структурного преобразования их кариотипов, что, несомненно расширяет представления о механизмах микроэволюционных процессов в семействе Сосновые.

Литература

Абатурова Г.А. Кариотип сосны обыкновенной в Европейской части СССР // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978. С. 66–82.

Бударагин В.А. Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.) в Северном и Центральном Казахстане // Генетика. 1973. Т.9. № 9. С.41–52.

Ильченко Т.П. Кариологическая изменчивость Pinus sylvestris L. // Редкие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1978. С. 67–72.

Муратова Е.Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Ботан. журн.. 1995. Т. 80. №2. С. 82–85.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304с.

Правдин Л.Ф., Бударагин В.А., Круклис М.В. и др. // Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. №2. С. 67–72.

Шишниашвили Р.М. Кариотип сосны Сосновского // Цитология. 1968. Т.10. № 2. С. 255–258.

Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Homanclaturo for centromeric position on chromosomes // Hereditas. 1964. Bd .52. S. 201–220.

О РОДЕ *COLPODIUM* SENSU LATO (*POACEAE*): МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Ким Е.С., Носов Н.Н., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Род *Colpodium* Trin. представляет интерес с кариологической точки зрения, поскольку имеет в своём составе вид *C. versicolor* с наименьшим числом хромосом 2n=2x=4, известным для злаков и другие виды с x=5 и 7 (Соколовская, Пробатова, 1977; Родионов и др., 2006). Автор рода *Colpodium* Триниус в 1820 г. отнёс к нему *C. stevenii* Trin. (=*Agrostis versicolor* Stev. 1812; *C. versicolor* (Stev.) Schmalh. 1897) и *C. monandrum* Trin. (=*Agrostis algida* Soland., 1775), но в 1821 г. перенёс их в подроды рода *Vilfa*. При этом подрод, включающий *C. stevenii*, стал называться *Colpodium*, а включающий *C. monandrum* – *Phippsia*. В 1824 г. Р. Броун возвёл подрод *Phippsia* в ранг рода, и *C. monandrum* был переименован в *Phippsia algida* R. Br., признаваемый до сих пор (Невский, 1934а; Цвелёв, 1964, 1987; Tzvelev, 1989). Т.о., типом рода *Colpodium* является *C. versicolor* (Stev.) Schmalh (Невский, 1934). В систематику рода разные исследователи (Триниус, Андерсон, Гризебах, Буассье, Стапф, Шмальгаузен, Воронов, Невский, Цвелёв, Алексеев, Габриэлян и др. авторы) неоднократно вносили изменения (см. Невский, 1934а; Цвелёв, 1964 и др.). Невский во «Флоре СССР» разделил род *Colpodium* на 7 «рядов» (Невский, 1934б). В 1964 г. Цвелёв провёл ревизию, оставив в роде 15 видов и исключив 19 видов. Оставшиеся в составе рода *Colpodium* виды были разделены на 5 подродов, 4 из которых в дальнейшем были возведены в ранг родов *Colpodium* sensu stricto Tzvel., x=2; *Catabrosella* Tzvel., x=5, 6, 7, 9; *Paracolpodium* Tzvel., x=7; *Hyalopoa* Tzvel., x=7, а представитель монотипного подрода *Nevskia* Tzvel., *x=7 Colpodium araraticum* был отнесён к секции *Nevskia* рода *Catabrosella* (Цвелёв, 1964; Цвелёв, 1967). Позже были описаны новые 3 вида *Hyalopoa* и 1 вид *Paracolpodium* (Гусейнов, 1988; Габриэлян, 2006; Габриэлян, Цвелёв, 2006).

Цель представляемого исследования – изучить методами молекулярной филогении генетическое родство видов *Colpodium* s.l. и определить их место среди других родов триб *Poeae* и *Aveneae*. Для выделения ДНК нами был использован гербарный и семенной материал, собранный в ходе экспедиций лаб. биосистематики и цитологии БИН РАН в Ленинградской и Архангельской обл., Карачаево-Черкесской Респ., Алтайском крае, Респ. Горный Алтай и на Полярном Урале. Определение: Е.О. Пунина, Н.Н. Носов Н.Н. Цвелёв. Также использовался гербарный материал, любезно предоставленный Н.Н. Цвелёвым, В.В. Петровским, Л.Л. Занохой, С.В. Чиненко, Н.В. Матвеевой (БИН РАН), И.Г. Лоскутовым (ВИР РАСХН). Район ITS1–5.8SрРНК–ITS2 ядерного гена 45S рРНК секвенирован у более чем 50 видов *Pooideae* так, как описано нами ранее (Родионов и др., 2005). Полученные последовательности депонированы в базу данных GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov), из которой некоторые последовательности, секвенированные другими авторами, также были взяты в анализ.

Филогенетическое древо на рис. 1 реконструировано методом ближайшего соседа, расчёт по расстояниям Джукса-Кантора, с попарным удалением гэпов, 20000 итерациями бутстрэп-поддержки (BS), с 15% катофф. Прописными буквами выделены виды, ITS которых секвенированы нами.

Colpodium versicolor (Карачаево-Черкессия) демонстрирует значительное генетическое расстояние от большинства других видов *Colpodium* s.l. и, как мы показали ранее (Ким и др., 2004), образует общую кладу с *Zingeria biebersteiniana*, а также с *Z. trichopoda* (этикетка гербария: 5–6.07.1916. Грузия. Тифлис. Горийский р-н. Между горой Цхра-Цхаро и Тибисцхурским озером. Собр. и опр.: Крылов П.Н., Штейнберг Е.И.).

Catabrosella araratica, ранее рассматриваемая как единственный представитель ряда *Reticulata* рода *Colpodium* (Невский, 1934б), подрода *Nevskia* рода *Colpodium* (Цвелёв, 1964) или секции/подрода *Nevskia* рода *Catabrosella* (Цвелёв, 1976; Алексеев, 1988), располагается далеко от *Catabrosella* s.str., но в одной кладе (BS=99) с двухромосомными злаками *C. versicolor* и *Zingeria* spp.

Paracolpodium altaicum, *Hyalopoa lanatiflora*, *Hyalopoa pontica* (образец Т-112), *Catabrosella variegata* и тип *C. subornata*, а также *Catabrosa aquatica* subsp. *aquatica* и *C. aquatica* subsp. *capusii* образуют общую группу, демонстрируя высокую степень родства между собой (BS=80) и чёткое отличие от группы [(*Colpodium* s.str.+*Zingeria* spp.) *Catabrosella araratica*]. По морфологическим данным *Catabrosella* (excl. *Nevskia*) может быть близок к *Poa* sect. *Ochlopoa*, а с *Nevskia, Catabrosa* и *Colpodium* s.str. имеет довольно отдалённое родство (Цвелёв, 1964). Судя по ITS, *Catabrosella* действительно далёк от *Nevskia* и *Colpodium* s.str., но с видами рода *Poa* sect. *Ochlopoa* близкого родства не имеет.

Положение представителей рода *Catabrosa* среди *Colpodium* s.l. (excl. *C. versicolor*) свидетельствует о его близости к *Hyalopoa*, *Paracolpodium* и *Catabrosa*, хотя ранее виды рода *Catabrosa* были исключёны из рода *Colpodium* s.l. (Цвелёв, 1964).

Образец *H. pontica* Т-112 (Карачаево-Черкессия, ущ. Кышкаджер) демонстрирует большую близость с *Catabrosella variegata* и *C. subornata*, чем с *H. lanatiflora*, образующим общую группу с *Catabrosa aquatica*.

Образец *H. pontica* Т-76 (Карачаево-Черкессия, ущ. Назылкол) занимает базальное положение в группе *Poa*, за исключением дивергирующей ранее sect. *Ochlopoa*, возможно, демонстрируя принадлежность к *Poa*. Различие последовательностей ITS *Hyalopoa pontica* Т-76 и Т-112, по-видимому, является следствием преимущественного присутствия в каждом из них в составе тетраплоидного генома кластеров 45S рДНК, ведущих свою линию от разных родительских растений. Проблема будет изучена нами в дальнейшем, но, в общем, полученные результаты согласуются с рассмотрением *H. pontica* как пограничного между *Colpodium* s.l. и *Poa*, спорное разделение которых отмечали Буассье и Альбов (1895, см: Невский, 1934а). Отметим, что, *Catabrosa pontica* Bal., 1874 (=*Colpodium ponticum* (Bal.) Woron., 1909, Турция), был описан как *Poa capillipes* Somm. et Lev., 1893, Абхазия (см.: Невский, 1934а; Цвелёв, 1976).

Hyalopoa сближают не только с *Poa*, но и с монотипным родом *Arctophila* (Цвелёв, 1964), а также с *Dupontia* и *Arctopoa* (Соколовская, Пробатова, 1977). По нашим данным, *H. pontica* и *H. lanatiflora* не имеют прямого родства с этими таксонами.

Paracolpodium altaicum и *P. leucolepis* иногда сближают с родом *Arctagrostis*, который многими авторами объединялся с родом *Colpodium.* Н.Н. Цвелёв (1964) считает *Arctagrostis* и *Paracolpodium* далеко разошедшимися производными одной и той же примитивной ветви *Poa*. По нашим данным, *Arctagrostis latifolia* занимает сестринское положение относительно клады [*Hookerochloa hookeriana+Festucella eriopoda* (AY559123 и AY559122, Hunter et al., 2004)], образуя вместе с ними общую группу, сестринскую к [*Arctopoa schischkinii+Cinna latifolia* (Райко и др., 2008, не опубл.)].

Colpodium s.l. (excl. *Colpodium* s.str. et *Nevskia*) является сестринским кладе [(*Puccinellia distans+Sclerochloa dura* (AF532934, AF532933, Catalán et al., 2004))*Phippsia concinna* (арх. Новая Земля)]. Ранее на основании морфологического сходства, наличия гибридов х*Pucciphippsia vacillans* и х*P. czuczorum* (Löve, Löve, 1975) и сравнительного анализа ПДРФ хпДНК (Choo et al., 1994), высказывалось предложение рассматривать *Phippsia* и *Puccinellia* (Löve, Löve, 1975) и даже *Phippsia, Puccinellia* и *Sclerochloa* (Choo et al., 1994) в пределах одного монофилетического рода. Последовательности ITS этих видов образуют группу с BS=50, что не даёт оснований для такого заключения, но, несомненно, свидетельствует об их генетической близости.

Главные выводы из проведённого исследования состоят в том, что судя по ITS, *Catabrosa aquatica* достоверно входит вместе с представителями *Paracolpodium*, *Hyalopoa* и *Catabrosella* в состав общей группы, генетически достаточно удалённой от клады, объединяющей двухромосомные злаки *Colpodium versicolor* и *Zingeria* spp. и *Nevskia*. Возможно, *Catabrosella araratica* следует рассматривать в качестве представителя монотипного рода с предполагаемым названием *Nevskia*.

Работа финансировалась из средств гранта РФФИ № 06-04-48399 и Программы «Динамика генофондов».

Литература

Габриэлян Э.Ц. Gaudinopsis egorovae и Paracolpodium tzvelevii (Poaceae) – новые виды из Армении // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1887–1891.

Габриэлян Э.Ц., Н.Н. Цвелёв. Hyalopoa hracziana (Poaceae) – новый вид из Армении // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 7. С. 1087–1091.

Гусейнов Ш.А. Новые виды родов Calamagrostis и Hyalopoa (Poaceae) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1741–1744.

Ким Е.С., Пунина Е.О., Тюпа Н.Б., Родионов А.В. Монофилетическое происхождение двухромосомных (2n=4) злаков Zingeria biebersteiniana и Colpodium versicolor // Тез. докл. на «Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге». Санкт-Петербург, 2004. С. 245.

Невский С.А. Новые данные к систематике рода Colpodium Trin. // Бюлл. МОИП. 1934а. Отд. Биология. Т. XLIII. № 2.

Невский С.А. Род 172. Колподиум – Colpodium Trin. // Флора СССР. Под ред. В.Л. Комарова. Т. II. Л.: Изд-во Академии Наук СССР. 1934б. С. 434–445.

Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С., Мачс Э.М., Лоскутов И.Г. Геномная конституция автотетраплоидного овса Avena macrostachya, выявленная путём сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода Avena // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. Р. 646–656.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. О наименьшем числе хромосом (2n=4) у Colpodium versicolor (Stev.) Woronow (Poaceae) // Бот. журн. 1977. Т. 52. № 2. С. 241–245.

Цвелёв Н.Н. О роде Colpodium Trin. // Новости систематики высших растений. 1964. Т. I. С. 5–19.

Цвелёв Н.Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция // Комаровские чтения. Л., 1987. Вып. 37. 75 с.

Цвелёв Н.Н., Жукова П.Г. О наименьшем основном числе хромосом (x) в семействе злаков (Poaceae) // Бот. журн. 1974. Т. 59. С. 2.

Choo M.K., Soreng R.J., Davis J.I. Phylogenetic relationships among Puccinellia and allied genera of Poaceae as inferred from chloroplast DNA restriction site variation // American Journal of Botany. 1994. Vol. 81. № 1. P. 119–126.

Löve A., Löve D. Nomenclatural notes on Arctic plants // Botaniska Notiser. 1975. Vol. 128. P. 497–523.

Tzvelev N.N. The system of Grasses (Poaceae) and their evolution // The Botanical Review. 1989. Vol 55. № 3. P. 141–204. Originally published as № 37 of Komarov Readings, 1987.

ПОЛИМОРФИЗМ *MILIUM EFFUSUM* L. (*POACEAE*) В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АРЕАЛЕ ВИДА, ПО ДАННЫМ ITS СЕКВЕНИРОВАНИЯ РИБОСОМАЛЬНОЙ ДНК

Коцеруба В.В. [1], Пробатова Н.С. [2], Франк Блаттнер [3]

[1]*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН*
[2]*Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН*
[3]*Gatersleben, Leibniz-Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (IPK)*

Род *Milium* L. относится к трибе *Poeae* (s. ampl.). Около 10 видов этого рода распространены в умеренных и субтропических странах северного полушария. В роде выделяются две секции: типовая секция *Milium*, к которой принадлежат многолетние виды лесов и лугов, и древнесредиземноморская секция *Miliellum* Tzvel., с однолетними видами – эфемерами (Цвелёв, 1976). Типовая секция *Milium* объединяет растения с относительно примитивными признаками, в ней – 3 вида: почти голарктический лесной вид *M. effusum* L. и два кавказских горнолуговых: *M. schmidtianum* C. Koch (кавказско-малоазиатский) и *M. transcaucasicum* Tzvel. (южно-закавказский), они различаются по характеру подземных побегов, шероховатости стебля и влагалищ листьев, общими размерами растений, шириной листовых пластинок, формой метёлок.

Наибольшее таксономическое разнообразие в роде *Milium* наблюдается на Кавказе и в Передней Азии, ареалы большинства таксонов рода сосредоточены в области Древнего Средиземья. Таксономическое разнообразие у *Milium* на Кавказе и в Передней Азии может свидетельствовать о близости этих районов к центру происхождения и таксономической дифференциации. Нахождение в западно-прикаспийской части общего ареала рода первичного диплоида (с 2n = 14), явно реликтового, однолетника-эфемера *M. alexeenkoi* (Tzvel.) Tzvel. (секция *Miliellum*) – несомненное указание на то, что эта область – наиболее древняя часть ареала рода. Относительно молодыми можно считать районы распространения таксонов *Milium* у пределов или вне пределов области Древнего Средиземья (Пробатова и др., 2000).

M. effusum распространен во внетропических областях Евразии, в северной Африке и на западе Северной Америки. Среди видов рода *M. effusum* обладает наиболее широким ареалом, он же – единственный представитель рода на Тихоокеанском побережье Азии и в Северной Америке; единственный вид этого рода во флоре Дальнего Востока России, где спорадично встречается в большинстве районов: к северу до левобережья р. Амгунь (приток Амура) и на большей части п-ова Камчатка, но при этом он отсутствует на северных Курильских и Командорских островах (Пробатова, 1985). *M. effusum* поднимается в горы лишь до среднего горного пояса; это преимущественно неморальный вид, заходящий частично и в таежную зону. Экологический ареал у *M. effusum* крайне ограниченный, гармоничный и почти полностью реализованный (Селедец, Пробатова, 2003). Это означает, что вид может существовать в очень узких рамках экологических факторов – увлажнения, богатства-засоленности почвы, он высоко специализирован.

В роде *Milium* известно большое разнообразие чисел хромосом: от 2n = 8 до 2n = 42 (Пробатова и др., 2000). Многолетники секции *Milium* характеризуются полиплоидией разных уровней, – 4x и 6x, при основном числе хромосом x = 7. В пределах уникального однолетнего комплекса *M. vernale* aggr. наблюдаются различные основные числа хромосом: x = 4, 5, 7 и 9 (а также, возможно, 11). Мы показали, что в пределах очень небольшого рода *Milium* выявляются разнообразные направления и способы эволюции (Пробатова и др., 2000): не только полиплоидизация (весьма характерная для злаков), но, кроме того, здесь прослеживается путь, менее распространённый у злаков в целом, но, всё же, свойственный двум близкородственным трибам *Aveneae* и *Poeae s. str.*, – путь преобразования основного числа хромосом (*x*).

Вопрос о полиморфизме наиболее широко расселившегося вида *M. effusum* ещё очень мало разработан; не способствует этому и константное тетраплоидное число хромосом 2n = 28. Действительно, все наши прежние и новые определения числа хромосом у *M. effusum* – из Новгородской обл. (р. Волхов), Украины (в т.ч. Закарпатья), Молдавии, Кавказа (Кабардино-Балкария, Северная Осетия), Алтая, Казахстана, Новосибирской обл. (Салаир), Байкальской Сибири (Бурятия), Амурской обл., Хабаровского края (устье р. Уссури и Нижний Амур), Приморского края (в т.ч. из Сихотэ-Алинского заповедника и островов залива Петра Великого), Сахалина (в т.ч. с п-ова Шмидта), Курильских (Уруп, Итуруп, Кунашир, Шикотан) островов – неизменно показывали 2n = 28. Тем не менее, очень возможно, что в пределах этого вида имела место внутривидовая дифференциация, ещё не нашедшая достаточно весомого выражения в признаках внешней морфологии, а, значит, и в таксономических решениях. Так, например, мы предполагали, что у *M. effusum* имеются хеморасы: наш образец происхождением с Украины (окраина г. Киева, Пуща-Водица) имел резкий кумариновый запах (чего не наблюдалось, например, у других, многочисленных исследованных нами образцов). Возможно, найдутся основания считать целесообразным выделение, в качестве особого таксона, кавказско-алтайско-казахстанской горной расы *M. effusum*, с очень крупными продолговатыми метёлками и необычно широкими пластинками листьев, которая встречается в горных лесах на высотах от 2100 м и выше над ур. моря. В литературе иногда встречаются упоминания о некоторых разновидностях *M. effusum* (например, var. *coloratum* – из Прибайкалья, var. *cisatlanticum* – из Канады).

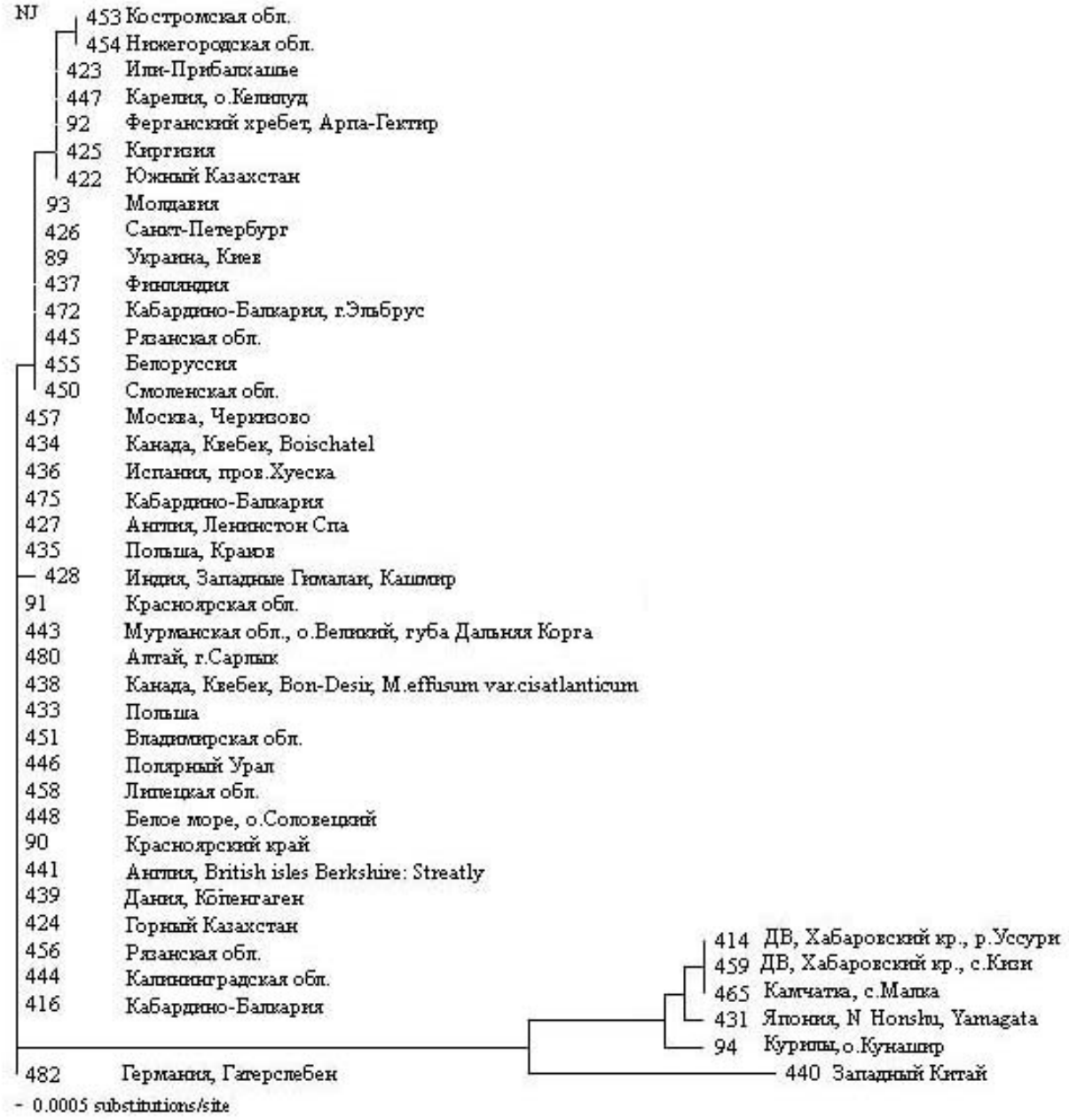


Рис. 1. Древо, демонстрирующее эволюционные взаимоотношения, построенные на основе ITS1-5.8S-ITS2 района рибосомального гена у 45 географически удаленных популяций *M. effusum* (2n=4x=28).

Надо признать, что *M. effusum* – древний полиплоид, распространившийся на огромных территориях уже к моменту разъединения Евразии и Северной Америки. При сравнении хромосомных наборов 14-хромосомного *M. alexeenkoi* и 28-хромосомного *M. effusum* (Пробатова и др., 2000), мы допускали, что *M. effusum* является аутотетраплоидным производным анцестральной первично диплоидной расы, где в процессе становления и расселения вида происходили структурные изменения анцестрального кариотипа. Однако также существует предположение о гибридном происхождении *M. effusum*. В настоящее время в роде *Milium* не известны другие первичные диплоиды (кроме *M. alexeenkoi*), и можно предположить, что они вымерли.

Скорее всего, именно тетраплоидный уровень (у *M. effusum*) является для рода *Milium* эволюционно оптимальным, подобно многим другим таксонам злаков. Увеличение количества генетического материала (у *M. effusum* и *M. schmidtianum,* 2n=42), открывает широкую перспективу рекомбинации генов, служит предпосылкой большой эволюционной мобильности этих таксонов.

В связи с предположением о полиморфизме *M. effusum* мы решили, собрав максимально географически разнообразный материал по этому виду, впервые посмотреть на этот вид с позиций молекулярного анализа нуклеотидной

последовательности ДНК внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомального гена. В нашей работе представлены первые результаты изучения 45 образцов *M. effusum* из различных географически удаленных популяций.

Было произведено секвенирование ITS последовательности у образцов *M. effusum* любезно предоставленных нам из гербариев Владивостока (VLA), Москвы (MHA, MW), Санкт-Петербурга (LE) и Гатерслебена, Германия (GAT). Вовлеченный в наше исследование материал имел следующее происхождение: Россия – европейская часть (Карелия, Калининградская, Мурманская, Ленинградская, Рязанская, Московская, Смоленская, Владимирская, Костромская, Липецкая, Нижегородская области), Кавказ (Кабардино-Балкария), Полярный Урал, Сибирь (Алтайский и Красноярский края), Дальний Восток (Хабаровский край – бассейн Амура, Камчатка, южные Курильские острова); Украина, Молдавия, Казахстан, Киргизия, Таджикистан; Испания, Англия, Дания, Германия, Финляндия, Польша; Индия, Китай, Япония; Канада.

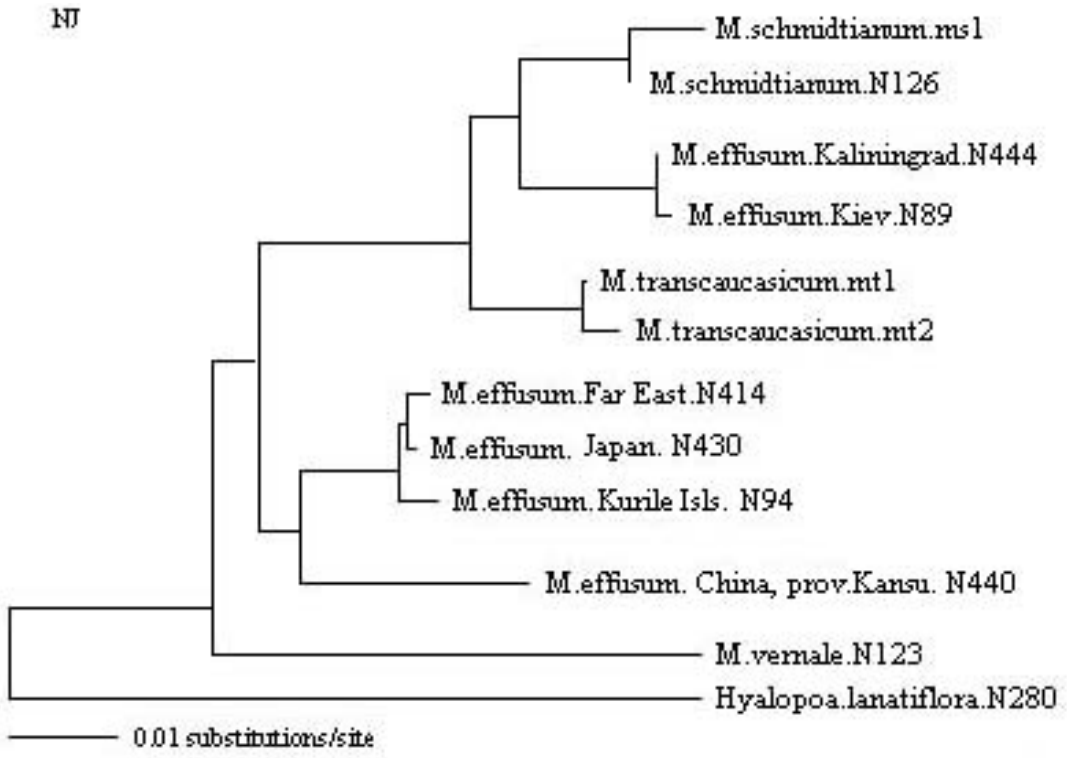


Рис. 2. Древо, демонстрирующее эволюционные взаимоотношения, построенные на основе ITS1-5.8S-ITS2 района рибосомального гена в роде *Milium*.

Наши данные неожиданно выявили значительное отделение клады популяций Восточной Азии от клад со всеми остальными представителями географических зон (рис. 1). Несколько отстоит в этой группе единственный исследованный образец из Западного Китая. Наблюдаемое нами отделение клады – настолько существенное, что мы сочли целесообразным оценить положение данной группы по отношению к другим видам этого рода. Для этого было построено филогенетическое древо с вовлечением в анализ ITS-последовательностей других видов рода *Milium*, секвенированных нами прежде (Probatova et al., 2007). Выяснилось (см. рис. 2), что эта «восточноазиатская», а точнее – амуро-японская группа настолько самостоятельна по ITS-кластеру, что выделяется даже за пределы клады всей типовой секции *Milium* (*M. effusum*, *M. schmidtianum*, *M. transcaucasicum*).

Работа выполнялась при поддержке РФФИ № 06-04-48399, 07-04-00610, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и научно-исследовательских фондов DFG и DAAD (Германия).

Литература

Пробатова Н. С. Семейство мятликовые, или злаки – *Poaceae* Barnh.// Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л., Наука, 1985. С. 89–382.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Громик С. Л. Кариосистематика рода *Milium* L. и близких родов злаков (*Poaceae*) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2000. Вып. 46. С. 105–146.

Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 172 – 212.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с.

Baldwin B. G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the *Compositae* // Molecular Phylogenetic and Evolution. 1992. Vol. 1. P. 3–16.

Blattner F. R. Phylogenetic analysis of *Hordeum* (*Poaceae*) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences // Molecular Phylogenetic and Evolution. 2004. Vol. 33. P. 289–299.

Hsiao C., Chatterton N.J., Asay, Jensen K.B. K.H. Phylogenetic relationships of the monogenomic species of the wheat tribe, *Triticeae* (*Poacea*), inferred from nuclear rDNA (internal transcribed spacer) sequences // Genome. 1995. Vol. 38. P. 211–223.

Hsiao C., Jacobs S.W.L., Chatterton N.J., Asay K.H. A molecular phylogeny of the grass family (*Poaceae*) based on the sequences of the nuclear ribosomal DNA (ITS) // Australian Systematic Botany. 1999. Vol. 11. P. 667–688.

Probatova N. S., Kotseruba V. V., Murtazaliev R. A., Houben A., Blattner F. R. Phylogeny of the genus *Milium* L. – evidence from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Computational phylogenetics and molecular systematics «CPMS' 2007». Moscow, 2007. P. 256–258.

Swofford D. L. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Metods), version 4. 2002. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

РОДА *QUILLAJA* С ДРУГИМИ ТАКСОНАМИ ПОРЯДКА *FABALES И ROSALES* ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЯДЕРНЫХ ITS И РАЙОНОВ *TRN*L-*TRN*F И *PSB*A–*TRN*H ГЕНОМА ХЛОРОПЛАСТОВ

Красильников Е.М., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Род *Quillaja* состоит из двух южноамериканских видов *Quillaja brasiliensis* и Q. *saponaria. Q. brasiliensis* – бразильский вид, а *Q. saponaria* произрастает в Андах. Положение рода варьирует в классификациях различных авторов. Так в классификации Schulz-Menz (Schulz-Menz, 1964), основанной на характеристиках плода, род *Quillaja* помещен в подсемейство *Spiraeoidea* семейства *Rosaceae,* триба *Quillajeae.* В системе Камелина (Камелин, 2006) род формирует отдельное подсемейство *Quillajoideae* в семействе *Rosaceae*, в которое помимо рода *Quillaja* автором включаются рода *Kageneckia, Vauquelinia, Lindleya, Exochorda.* Однако, если судить по особенностям древесины (Zhang, 1992) и последовательностям хлоропластного гена rbcL (Morgan et al., 1994; APG, 2003) этот род не входит в семейство *Rosaceae,* а является единственным родом семейства *Quillajaceae* в порядке *Fabales*, наряду с малочисленным семейством *Surianaceae* и двумя крупными семействами *Polygalaceae* и *Fabaceae*. Родственные связи вышеперечисленных четырех семейств порядка *Fabales* до сих пор остаются не ясными. Wojciechowski et al. (2004), основываясь на последовательностях гена *mat*K, обнаружили близкое родство семейств *Quillajaceae* и *Surianaceae*.

Задачей нашего исследования было определить филогенетические отношения рода *Quillaja* с другими таксонами, используя последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов рРНК, а также участки хлоропластной ДНК *trn*L-*trn*F и *psb*A–*trn*H. Секвенированные нами последовательности обоих видов рода *Quillaja* и других видов, а также последовательности, взятые из базы данных NCBI, были использованы для построения филогенетического дерева в программе Mega 4.0 (Tamura et al., 2007). В результате сравнения последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных рДНК (рис. 1) выявляется родство рода *Quillaja* с семейством *Fabaceae*, а именно с трибой *Detarieae* подсемейства *Caesalpinioideae*. Филогенетическое дерево, построенное по последовательностям хлоропластного гена белка фотосистемы 2 *psb*A также указывает на родство рода *Quillaja* с трибой *Detarieae* (рис. 2). Триба *Detarieae* подсемейства *Caesalpinioideae* самая примитивная группа в сем. *Fabaceae* (Wojciechowski et al. 2004). В эволюции этой группы наблюдается тенденция от актиноморфности цветка к зигоморфности. Род *Quillaja* с актиноморфными пентамерными цветками является группой, сестринской к стоящей в основании сем. *Fabaceae* трибе *Detarieae.*

Работа финансировалась из средств гранта РФФИ 06-04-48399 и программы «Динамика генофондов».

Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное по последовательностям ITS1 и 2 .

Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по последовательностям *psb*A-*trn*H.

Литература

Камелин Р.В. Розоцветные (Rosaceae) // Барнаул: Алтайские страницы. 2006. – 100 с.

APG. An update of the APG classification for the orders and families of flowering plants // Botanical Journal of the Linnean Society. 2003. Vol. 141. P. 399–436.

Morgan D.R., Soltis D.E., Robertson K.R. Systematic and evolutionary implications of *rbc*L sequence variation in *Rosaceae* // Amer. J. Botany. 1994. Vol. 81. P. 890 – 903.

Schultz-Menz G.K. Rosaceae // Gebruder Borntraeger, Berlin. 1964. P. 209–218.

Tamura K, Dudley J., Nei M., Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. 2007. Vol. 24. P.1596–1599.

Wojciechowski M.F., Lavin M., Sanderson M.J. A phylogeny of *Legumes* (*Leguminosae*) based on analysis of the plastid mTK gene resolves many well-supported subclades within the family // Amer. J. Botany. 2004. Vol. 91. P. 1846–1862.

Zhang S.Y. Systematic wood anatomy of the *Rosaceae* // Blumea. 1992. Vol. 37. P. 81–158

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОДРОДА *ESULA* РОДА *EUPHORBIA (EUPHORBIACEAE)*

Крюков А. А., Гельтман Д. В., Родионов А. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Род *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) насчитывает около 2000 видов, имеющих характерное специализированное соцветие — циатий. Первый и единственный на сегодняшний день обзор рода в полном объёме выполнил Буасье (Boissier, 1862), который отнёс к нему 723 вида, разделив их на 27 секций. Позднее Уиллер (Wheeler, 1943) предложил делить род *Euphorbia* на 8 подродов, выделяя в их пределах ряд секций. Существенный вклад в построение системы рода внёс Я. И. Проханов (1949, 1964) подготовивший его обработку для «Флоры СССР». В настоящее время род *Euphorbia* делят на 9–11 подродов, один из которых, изучаемый нами подрод *Esula* Pers., содержит не менее 350 видов. Его система неоднократно менялась; недавно Д. В. Гельтман (2007) на основании морфологических данных отнес евразиатские виды этого подрода к 10 секциям.

На основании молекулярных данных по последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров ядерной рРНК (ITS) и хлоропластным генам (Bruyns et al., 2006), было предложено разделить род *Euphorbia* на 4 подрода (*Rhizanthium* (Boiss.)Wheeler*, Chamaesyce* Raf.*, Euphorbia, Esula*), поскольку все исследованные виды (более 200 видов из всех принимаемых в настоящее время подродов) распределились в 4 хорошо поддерживаемые клады. Эти клады оказались сборными из видов различных ранее выделяемых подродов. Изучаемый нами подрод *Esula* попал в одну и ту же кладу вместе с южноафриканскими видами, ранее относимыми к подроду *Tirucalli* (Boiss.) S. Carter.

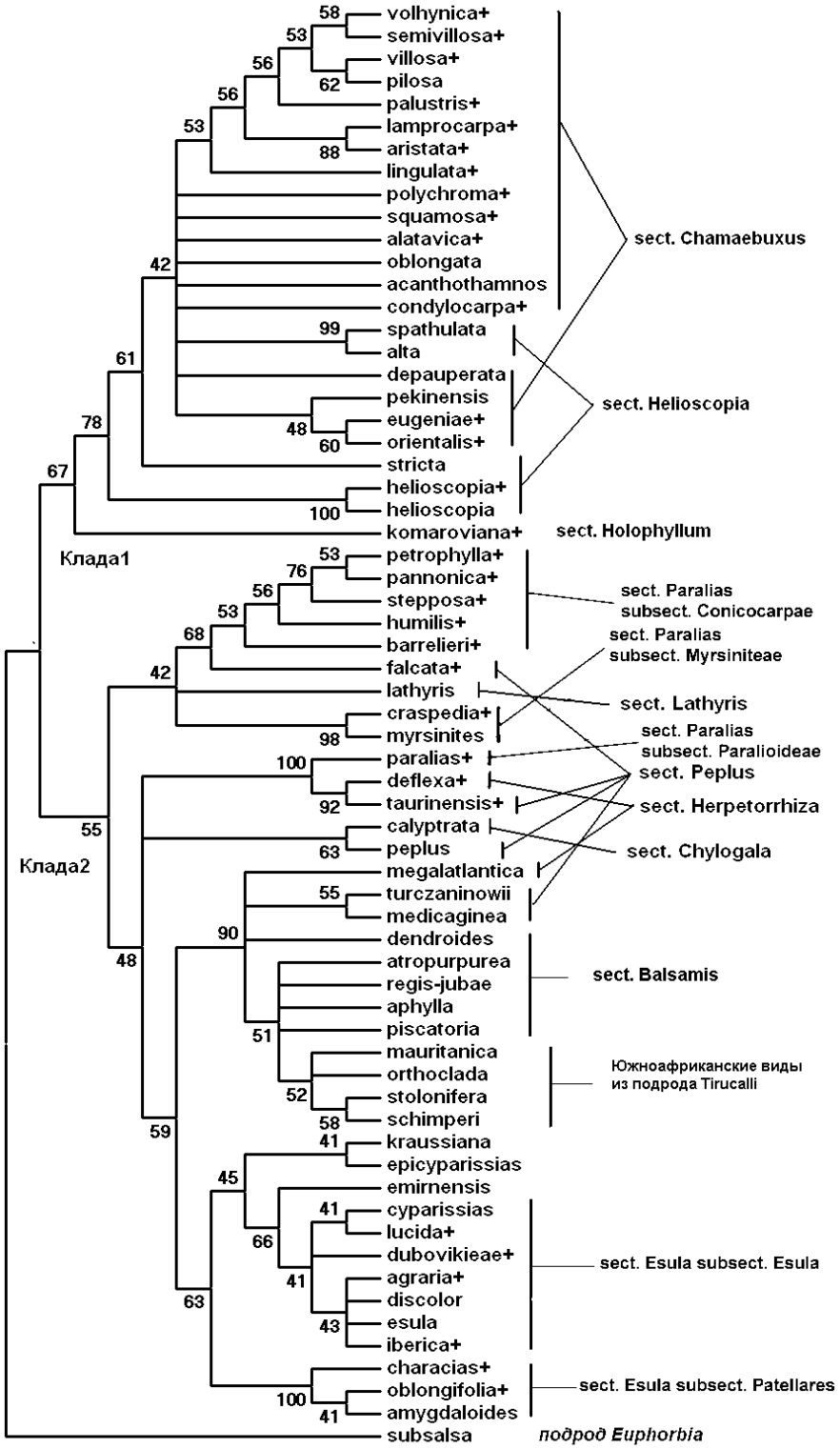
Для исследования молекулярной филогении (геносистематики) подрода *Esula* нами выбраны наиболее используемые на внутриродовом уровне ITS последовательности. В роде *Euphorbia* подрод *Esula* пока наименее изучен молекулярными методами. В базах данных на сегодняшний день имеются последовательности ITS приблизительно 30 видов этого подрода, а последовательности митохондриальных и хлоропластных генов практически отсутствуют.

Нами секвенированы ITS-последовательности 32 видов из подрода *Esula.* На рис.1 показано филогенетическое древо, построенное на основании молекулярных данных по ITS2 с использованием метода ближайших соседей (NJ). Виды, данные по которым были получены нами, на рисунке помечены знаком +; сведения по остальным видам взяты из базы данных «Генбанк». За внешнюю группу взят вид из подрода *Euphorbia — E. subsalsa* Hiern.

На построенном нами древе хорошо выделяются две клады (1, 2), каждая из которых содержит виды из родственных секций. В пределах клады 1 оказались виды из секций *Chamaebuxus* Lázaro, *Helioscopia* Dumort. и *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. Если единственный исследованный вид из последней секции довольно убедительно выделился в отдельную субкладу, то виды секции *Helioscopia* (однолетники) оказались в различных субкладах среди более многочисленных многолетников из секции *Chamaebuxus*. Эти данные могут служить аргументом в пользу объединения этих секций под приоритетным названием *Helioscopia*, что было сделано в свое время Прохановым (1964).

Клада 2 также разделяется на несколько субклад. Некоторые субклады и их «конечные ветви», имеющие высокую поддержку, почти полностью соответствуют отдельным секциям и подсекциям. Так, довольно высокую поддержку (63%) получила секция *Esula* Dumort., а *E. amygdaliodes* L., *E. characias* L. и *E. oblongifolia* (K. Koch) K. Koch, относящиеся к ее подсекции *Patellares* (Prokh.) Prokh., объединились в ветвь с поддержкой 100%. В эту же субкладу попали мадагаскарский вид *E. emirnensis* Baker, а также южноафриканские *E. kraussiana* Bernh. ex Krauss. и *E. epicyparissias* (E. Mey. ex Klotzsch et Garcke) Boiss., секционная принадлежность которых пока не вполне ясна, хотя они вне сомнения принадлежат к подроду *Esula*.

С не очень высокой поддержкой (42%) оказались объединены в субкладу виды подсекций *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh. и *Myrsiniteae* Boiss. секции *Paralias* Dumort.; правда, в эту же субкладу попали и отдельные виды из других секций. Вместе с тем конечные ветви, соответствующие собственно этим подсекциям, имеют более высокую поддержку — 53% и 98% соответственно. *E. paralias* L., относимый к монотипной подсекции *Paralioideae* Prokh. секции *Paralias*, с высокой поддержкой оказался в одной ветви вместе с видами из других секций; общим у них оказывается географическое распространение.



Консенсусное филогенетическое древо, полученное с помощью метода близжайших соседей (NJ) на данных по последовательностям ITS2, показывает распределение видов подрода Esula в две крупные клады с бутстрэп – индексами поддержки 67 и 55 (бутстрэп-индексы показаны выше или ниже ветвлений дерева (показаны только те, что выше 40; бутстрэп-индекс равный 100 будет обозначать 100 процентную достоверность выделения ветви дерева и объединение видов внутри этой ветви в одну группу). На рисунке подписаны названия секций и подсекций, к которым относятся исследуемые виды.

В наибольшей степени противоречия между морфолого-географическим и молекулярным подходом выявились при анализе секции *Peplus* Lázaro, виды которой оказались в различных субкладах и ветвях клады 2. К этой секции, согласно морфологическому подходу, отнесены однолетние виды, имеющими самую различную, иногда довольно причудливую, структуру поверхности семян. Полученные молекулярно-филогенетические данные дают основание считать, что переход к однолетней жизненной форме мог происходить неоднократно в разных эволюционных линиях подрода *Esula*; систематика именно этой секции нуждается в наиболее серьезном пересмотре. Также в разных субкладах и ветвях оказались и виды секции *Herpetorrhiza* (Prokh.) Prokh.

Довольно хорошую поддержку получила секция *Balsamis* Webb et Berthelot, к которой относятся кустарниковые и древесные виды, имеющие тенденцию к суккулентности, распространенные в основном на Канарских островах и в Средиземноморье. Интересно, что с этими видами группируются как однолетники и многолетники, относимые к секциям *Peplus* и *Herpetorrhiza*, так и группа южноафриканских суккулентных видов, обычно относимых к подроду *Tirucalli*. Эти данные могут свидетельствовать в пользу пересмотра объема подрода *Esula*, а также того, что переход к суккулентности в роде *Euphorbia* (подобно к переходу к однолетней жизненной форме) мог происходить неоднократно в различных эволюционных ветвях.

Таким образом, наши данные подтверждают обоснованность выделения лишь части внутриродовых таксонов подрода *Esula*. Систематика тех секций, которые оказались полифилитическими, нуждается в пересмотре, тем более что для этого есть и определенные морфологические и ботанико-географические основания. Возможно, требуется и пересмотр объема подрода *Esula*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 04-04-48758, 06-04-48399, 07-04-00848) и программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Гельтман Д. В. Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) внетропической Евразии// Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 224–240.

Проханов Я. И. Род молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304–495.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости систематики высших растений. Л., 1964. С. 226–237.

Boissier E. Euphorbiaceae — Euphorbieae // Candolle A. P. de Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1862. Pars 15. Sect. 2. P. 3–188.

Bruyns P. V., Mapaya R. J., Hedderson T. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in southern Africa based on ITS and psbA-trnH sequence data // Taxon, 2006. Vol. 55, N 2. P. 397–420.

Wheeler L. C. The genera of living *Euphorbieae*// Amer. Midland Natur., 1943. Vol. 30, N 2. P. 456–503.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ RAPD МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ АКТИНИДИИ

Малаева Е.В. [1], Кочиева Е.З.[2], Рыжова Н.Н.[2], Коновалова Л.Н.[3], Молканова О.И.[3]

[1]Волгоград, ГУ «Волгоградский региональный ботанический сад», e-mail: e.malaeva@mail.ru
[2] Центр «Биоинженерия» Российской академии наук rynatalia@yandex.ru
[3]Москва, Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН, molkanova@mail.ru

Актинидия (род *Actinidia* Lindley., семейство *Actinidiaceae* Van-Tieghem.) представляет собой крайне интересную, но мало изученную культуру, как в ботаническом, так и в генетическом плане. Прежде всего, актинидия интересна тем, что ягоды растений этого рода содержат большое количество биологически активных веществ с антиоксидантными свойствами и являются ценным источником витаминов, кахетинов, пектинов, дубильных и красящих веществ, флавоноидов, алкалоидов и многих других соединений (Колбасина Э.И, 2000). По своему лечебному спектру эта культура способна вытеснить многие медицинские препараты химического синтеза.

По данным различных классификаций выделяют от 40 до 62 видов актинидии (Dunn, 1911, Li , 1952, Liang, 1983, Cui et al., 2002). Большинство из них – многолетние дикорастущие лианы субтропических и тропических лесов Юго-восточной Азии. Ареал проходит от 52^{o} с. ш. до 8^{o} ю. д. Центром происхождения и разнообразия считается Китай (Huang et al., 2002). Наиболее распространенными видами являются *A. polygama* (Sieb. et Zucc.) Maxim., *A.arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch. Mig., и *A. chinensis* Planch. (киви). Остальные виды характеризуются ограниченным ареалом. (Liang, 1983).

Согласно последнему обзору было выделено 62 вида актинидии (Cui et al., 2002). Виды были объединены во внутриродовые секции (Cui et al., 2002). В настоящее время на основании строения плода авторы выделяют 4 секции: *Leiocarpae, Maculatae, Stellatae,* и *Strigosae* (Cui et al., 2002, Колбасина Э.И, 1994, 1996, 2000). Однако всеми систематиками указывается, что таксономия и оценка филогенетического родства видов из-за

расплывчатости межвидовых границ, широкой вариабельности морфологических признаков, и существования промежуточных, по всей видимости, гибридных форм, весьма сложна (Ferguson, 1990, Huang et al, 2002).

Виды *A. kolomikta , A. arguta* и *A. polygama* относят к секции *Leiocarpae.* При этом *A. kolomikta* и *A. arguta* принято относить к серии *Lamellatae, A. polygama* к серии *Solidae.* Таксономический статус *A. giraldii* и *A. purpurea* окончательно не определен. Согласно ряду классификации *A. giraldii* рассматривается как синоним *A. arguta* , или же ее разновидность *Actinidia arguta* (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq. var. *giraldii* (Diels) Vorosch. (http://www.plantnames.unimelb.edu.au/Sorting/Actinidia.html). По данным Д.П. Воробьева (1968) этот таксон имеет характерные отличия от *Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq. и приводится как *Actinidia giraldii* Diels во «Флоре СССР» (1949), в работе С.С. Харкевича, Н.Н. Качуры (1981).

Таким образом, систематика рода *Actinidia* является неоднозначной и требует уточнения.

Помимо вопросов связанных с систематикой таксонов рода *Actinidia*, отдельный интерес представляет определение внутривидового и межсортового полиморфизма видов, произрастающих на территории России, как с целью возможного исследования границ видов, так и для оценки генетической основы образцов (как дикорастущих, так и отечественных сортов) в прикладных целях селекции.

В настоящее время для определения уровня геномного полиморфизма, межвидовой и внутривидовой вариабельности, установления таксономического статуса отдельных образцов и выявления филогенетических отношений различных таксонов широко используются молекулярные методы анализа генома, в том числе RAPD метод, основанный на случайной амплификации полиморфных фрагментов геномной ДНК (Williams et al., 1990).

Таким образом, целью данной работы стал RAPD анализ межвидового, внутривидового полиморфизма ядерного генома видов рода *Actinidia*, произрастающих на территории России.

Для работы из коллекции Московского отделения ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (п. Михнево, Московской области) были отобраны 47 образцов представителей рода *Actinidia*, относящиеся к 5 видам и исходно собранные на территории Дальнего Востока России.

Выделение тотальной растительной ДНК из молодых листьев индивидуальных растений производили согласно стандартному протоколу (Edwards, Johonstone, 1991) с дополнительной очисткой образцов смесью фенол\хлороформ. В работе были использованы стандартные олигонуклеотидные RAPD-праймеры серий OPD, OPN, OPK,OPH. («Operon Technologies» Alameda, California, USA). Для полимеразной цепной реакции были использованы наборы реактивов производства «Диалат-ЛТД» (Москва). Амплификацию ДНК проводили по стандартной методике (Williams et al., 1990).

Продукты реакции амплификации разделяли электрофорезом в 1,7% агарозном геле в 1xTBE буфере, с последующим окрашиванием бромистым этидием. В статистический анализ были включены только четкие, воспроизводимые фрагменты.

Статистический анализ проводился при помощи пакетов программ STATISTICA 6.0 и TREECON (Van de Peer. Y., R. De Wachter. R.,1994) Уровень геномной вариабельности оценивался по значениям генетических расстояний (GD). Межвидовые и внутривидовые генетические расстояния определялись с использованием коэффициента Жаккарда. Дальнейший кластерный анализ проводился методом UPGMA (Sneath, Sokal, 1973). Индексы бутстрепа (ИБ) рассчитывались для 1000 реплик.

В работу были отобраны 47 представителей рода *Actinidia*, среди которых 20 образцов/сортов вида *A. kolomikta,8 – A. arguta, 8 – A. polygama,* а также 4 образца *A. giraldii, 1 – A. purpurea* и 4 – гибридые формы *A. arguta* x *A. purpurea*.

Из 32 RAPD-праймеров (серий OPD, OPN, OPK, OPH) предварительно протестированных на ограниченном наборе образцов, были отобраны девять праймеров (OPK_9, OPK_4, OPN_{15}, OPN_3, OPN_{19}, OPD_6, OPH_3, OPH_8, OPH_9), позволяющих получать наиболее полиморфные и высоко воспроизводимые спектры RAPD-фрагментов генома рода *Actinidia*.

Использование этих девяти RAPD-праймеров, приводило к амплификации 382 RAPD-фрагментов, из которых 362 (95%) были полиморфными. Для каждого взятого в анализ образца были получены уникальные RAPD-спектры фрагментов ДНК. Размер фрагментов варьировал от 200 до 2600 н.п. Максимальное и минимальное число полиморфных фрагментов на праймер составило 78 (праймер OPD_6) и 43 (праймер OPK_4).

Необходимо отметить, что выбранные для маркирования видов актинидии праймеры отличались по степени выявления полиморфизма у исследуемых видов. Так, для *A. kolomikta* уровень полиморфизма, детектированный с помощью праймера OPK_4 составлял 95%, для *A. arguta* – 97%, в то время как для праймера OPN_3 – 86% и 81% соответственно. *A. polygama* отличалась относительно низким уровнем полиморфизма, так праймер OPD_6 приводил к амплификации 78% полиморфных фрагментов генома представителей этого вида, а OPK_4 – 80% полиморфных фрагментов.

После статистической обработки всего массива данных были рассчитаны матрицы попарных генетических расстояний. Диапазон генетических различий взятых в анализ представителей видов рода *Actinidia* варьировал в пределах от 0,01 до 0,40. При этом представители вида *A. kolomikta* показали наибольшую степень геномной вариабельности (0,01–0,15). Наименьшим уровнем полиморфизма характеризовались представители ви-

да *A. polygama* (0,02–0,07), что однако может быть связано с размерами выборки. Образцы видов *A. arguta* и *A. giraldii* характеризовались индексами генетических различий: 0,05–0,12 и 0,07–0,10, соответственно.

Наибольшую степень несходства (различий) показали виды *A. kolomikta* и *A. arguta* (0,29–0,40). Интересно отметить, что межвидовые генетические различия в парах *A. giraldii – A. arguta* и *A. purpurea – A. arguta* составили 0,06–0,14 и 0,08–0,12, что сравнимо с внутривидовым разнообразием *A. arguta* (0,05–0,12) или гибридных сортов *Actinidia arguta x A. purpurea* (0,06–0,14). Диапазон генетических различий для образцов всей группы *A. arguta, A. giraldii, A. purpurea* и *A. arguta x A. purpurea* (0,05–0,14) также находился с этих пределах и не достигал выявленных коэффициентов межвидовых генетических различий (0,27–0,40), что скорее опровергает самостоятельный видовой статус *A. giraldii* и *A. purpurea* и предполагает рассмотрение данных таксонов в ранге разновидностей *A. arguta.* Что касается внутривидового полиморфизма*, A. polygama* и *A. arguta* , то анализ с использованием такого количества образцов проводится практически впервые. Ранее были проведены работы по выявлению сортового полиморфизма *A. kolomikta* литовской селекции (Eesoniene, Daubaras, Gelvonauskis, 2005).

Кластерный анализ исследованных образцов выявили четкую видовую дифференциацию *A. kolomikta, A. polygama* и *A. arguta.* Кластеры всех трех видов поддерживались максимальными значениями бутстрепа на дендрограмме и соответствовали трем четко обособленным компактным группам видов актинидии. Отдельный интерес представляло определение таксономического статуса *A. giraldii, A. purpurea*. Сорта и образцы *A. giraldii, A. purpurea, а также* гибриды *A. arguta x A. purpurea* формировали общий кластер с *A. arguta,* при этом однако не смешиваясь с образцами *A. arguta* и друг другом, образуя отдельные подкластеры, однако, слабо поддерживающиеся значениями бутстрепа. Исключение составил сорт Бальзамная вида *A. arguta,* образовавшего общую кладу с сортом *A. giraldii* Туземка. Однако такое разделение на группы внутри кластера *A. Arguta* , скорее всего связано не только с разделением *A. arguta* на разновидности, но и с различным происхождением анализированных сортов и образцов. Гибридные сорта *A. arguta x A. purpurea* и сорт Садовая A. purpurea были исходно украинской селекции и весьма вероятно имеет общую родословную. Образцы *A.giraldii* и сорт Туземка получены из Приморского края. Схожая картина географической и селекционной приуроченности наблюдалась для сортов *A. kolomikta:* отдельные группы формировали образцы из Сахалина, Владивостока и европейской части России (Москва, Подмосковье, Санкт-Петербург). Бутстреп поддержки этих групп, однако, были не высоки (менее 50%).

Таким образом, в результате проведенного анализа впервые установлены уровни геномного разнообразия наиболее распространенных на территории России видов актинидии *A. kolomikta, A. arguta, A. polygama*, которые составили 0,01–0,15, 0,05–0,12 и 0,.02–0,07, соответственно. Оценен уровень межвидовых различий, максимальное значение которого соответствовало образцам *A. kolomikta* и *A. arguta* (0,29–0,40). Впервые с использованием молекулярных маркеров получены данные, поддерживающие подвидовой статус таксонов *A. giraldii* и *A. purpurea* Подобраны праймеры, которые могут быть рекомендованы для оценки как внутривидового полиморфизма того или иного вида, так и межвидового разнообразия актинидии. Показана внутривидовая дифференциация образцов киви, связанная с происхождением и географией взятых в анализ образцов и сортов рода.

Литература

Воробьев Д.П. Декоративные деревья и кустарники Дальнего Востока.Л.: Наука.1968.227 с.

Денисов Н.И. Бюллетень Ботанического сада института ДВО РАН. 2007. Вып. 1 (1) С. 44–50.

Колбасина Э.И. Актинидии и лимонник в России. М., 2000. 264с.

Флора СССР.М.–Л.: АН СССР.1937.Т. 7.С. 566–567.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений Дальнего Востока и их охрана.М.: Наука, 1981.231 с.

Dunn S.T. A revision of the genus Actinidia Lindl. J. Linn. Sos. Lond. Bot. 1911. 39 P.394–410.

Edwards S.K., Johonstone C., Thompson Simpl and rapid method for the preparation of plnt genomic DNA for PCR analysis Nucleic Acids Res19(6) 1349.

Eesoniene L., Daubaras R, Gelvonauskis B. Characterization of kolomikta kiwi (*Actinidia kolomikta*) genetic diversity by RAPD fingerprinting// Biologija. 2005. № 3. P. 1–5.

Ferguson A.R.,and Bollard E.G. Domestication of the kiwifruit. 1990. P.165–246.

Huang H. et al Phylogenetic Relationships in *Actinid*ia as Pevealed by RAPD Analysis// J. Amer. Soc.Hort.Sci. 2002. 127 (5). P.759–766.

Liang C.-F. On the distribution of *Actinidia* .Guihaia 1983 3. P.229–248.

Sneath, P.H.A. and Sokal, R.R. Numerical taxonomy — the principles and practice of numerical classification. 1973.

Van de Peer. Y., and R. De Wachter. R. (1994) TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary for the Microsoft Windows environment. Comput. Appl. Biosci. 10: 569–570.

Williams J.G.K., Kubelik A.R., Livak K.L., Rafalski J.A., Tingey S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucl. Acids Res. 1990 V. 18. № 22. P. 6531–6535.

О МОЛЕКУЛЯРНОМ И МОРФОЛОГИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ ВИДОВ РОДА *GALEOPSIS* (LAMIACEAE) В ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Маслова Е.В.

Белгород, Белгородский государственный университет

Род *Galeopsis* L. содержит два подрода (*Galeopsis* и *Ladanum* (S.F. Gray) Reichenb.), из которых 7 видов встречаются во флоре России (Тюнникова, 2006). Подрод *Galeopsis* включает пять видов, три из которых (*G. bifida*, *G. tetrahit* и *G. pernhofferi*) являются возможными гибридами диплоидных видов *G. speciosa* и *G. pubescens*. *G. pernhofferi* распространен на территории Сибири и в европейскую часть России не заходит, *G. bifida* и *G. tetrahit* встречаются в пределах восточно-европейской части России, только второй из них более редок в черноземной полосе.

Нами в период 2003–2004 гг. были изучены 13 выборок из природных популяций *G. bifida* и *G. tetrahit* из Белгородской и Московской областей. Для установления четких различий видов, которые многие систематики часто путают и не принимают за два «хороших» вида, был проведен молекулярный и морфологический анализ.

Отбор образцов для анализа ДНК производился так, чтобы в равной степени, по 7 образцов, были представлены *G. bifida* и *G. tetrahit.* Поскольку, последний вид в данных областях более редок, часть образцов была взята из Гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

В результате проведенного молекулярного исследования с использованием 4 ISSR- и 2 RAPD-маркеров получено 57 ISSR- и 28 RAPD-фрагментов, позволивших четко разделить изученные образцы на две группы.

Результаты молекулярного анализа представлены в виде дендрограммы, построенной методом объединения соседей (NJ) (рис. 1).

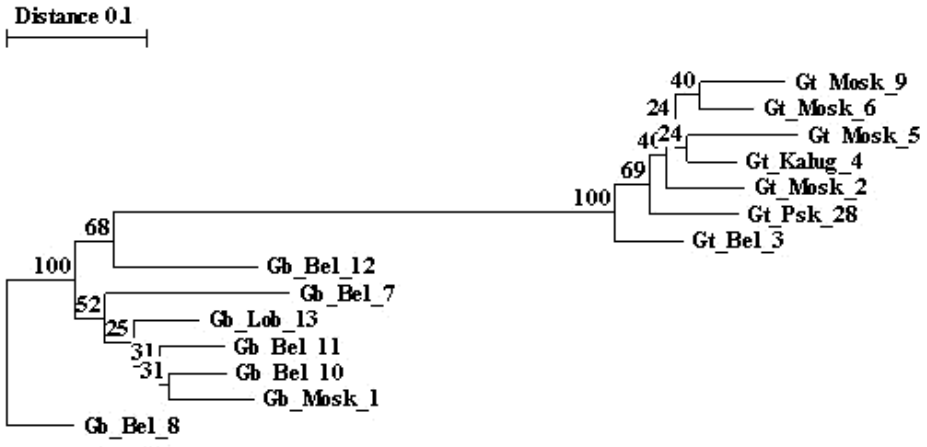


Рис. 1. Дендрограмма различий между 14 образцами представителей *Galeopsis bifida* и *G. tetrahit*, построенные NJ-методом по данным RAPD и ISSR анализов.

Обозначения: Gb – *G. bifida*, Gt – *G. tetrahit.*

Дискриминантный анализ, выполненный в программе STATISTICA 6.0. традиционных признаков, использующихся ранее в ключах различных авторов, не дал четкого обособления исследуемых образцов. Анализ, проведенный с включением всех признаков и ранее используемых и предлагавшихся в качестве диагностических показал, что вся совокупность образцов из популяций распадается на две группы, соответствующих *G. bifida* и *G. tetrahit* (рис. 2).

Анализ по методу объединения соседей (рис. 1) выявил два четко различающихся кластера (поддержка бутстрепа 100%), один из которых включает только образцы *G. bifida*, второй – только *G. tetrahit*. Внутривидовые группировки не имеют дифференциации с высокой поддержкой бутстрепа. Этот факт свидетельствует в пользу отсутствия выраженной географической подразделенности в пределах *G. bifida* и *G. tetrahit* и самостоятельности существования этих двух видов.

Параллельно был проведен морфологический анализ, в который было включено 25 качественных и количественных признаков, из них 12 использовались ранее в качестве диагностических разными авторами (Юзепчук, 1954; Борисова, 1964; Гладкова, 1978; Губанов и др., 2004; Казакова, 2006) (форма средней лопасти и его дистального края, ширина средней лопасти и характер расположения на ней ри-

сунка, наличие пурпурного пятна в дистальной и центральной частях средней лопасти, наличие желтого пятна в проксимальной части средней лопасти, форма оснований и зубцов листьев, длина зубцов и опушение чашечки, характер опушения стеблей простыми и железистыми волосками), а остальные предлагаются нами впервые (ширина трубки венчика в области зева, форма контура дистального края средней лопасти, ширина средней и боковой лопасти, форма боковой лопасти, форма края боковой лопасти, обращенный к средней доле и наружного дистального края, характер сетчатости рисунка средней лопасти, размер и форма апофиз, V-образное углубление в области зева при соединении апофиз в их основании и др.). С целью поиска новых, диагностически значимых признаков было изучено более 3000 фотографий, сделанных в природе с помощью цифровых фотоаппаратов (Minolta Dimage Z1 в режиме супер макросъемки и Nikon coolpix 4500, присоединяющегося к стереомикроскопу МБС 1). Измерения отдельных структур венчика осуществляли на разваренном гербарном материале с помощью окуляр-микрометра в стереомикроскопе МБС 1. Изучение остальных вегетативных признаков проводили на изготовленных гербарных образцах, с уточнением отдельных признаков на цифровых фотографиях.

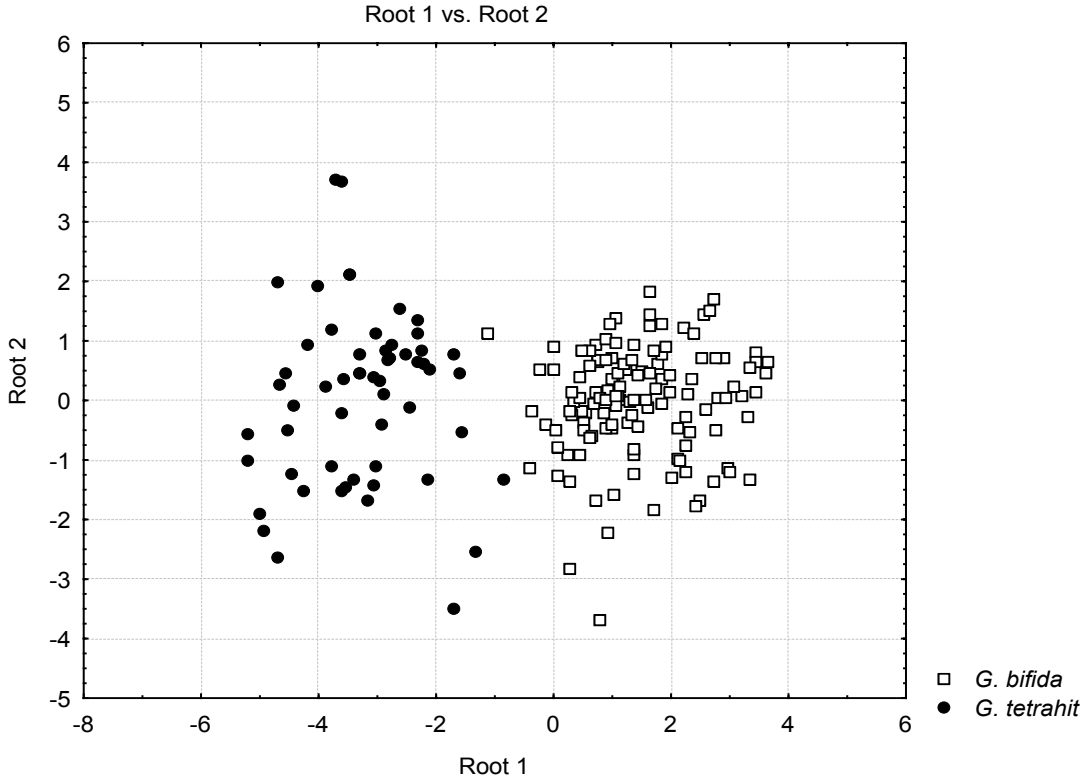


Рис. 2. Результаты анализа морфологических признаков *Galeopsis tetrahit* и *G. bifida* методом дискриминантного анализа с исполнением канонического анализа в программе STATISTICA 6.0.

Из анализируемых 25 морфологических признаков 6 являются мономорфными, присутствуют у всех образцов либо первого, либо второго вида, остальные 19 – полиморфные.

Анализируемые образцы этих видов четко отличаются друг от друга по ширине трубки венчика в области зева, форме средней лопасти, форме и контуру дистального края средней лопасти, форме боковой лопасти и ее дистального края, по характеру расположения рисунка на средней доле, и его отдельных частей. Остальные признаки, включая и признаки вегетативной сферы являются перекрывающимися для *G. bifida* и *G. tetrahit.*

Таким образом, наши молекулярные и морфологические данные говорят в пользу того, что *G. bifida* и *G. tetrahit* представляют собой обособленные виды.

Трудность при определении этих видов, а также тот факт, что большинство признаков перекрываются объясняется возможной гибридогенной природой происхождения *G. bifida* и *G. tetrahit*. По данным A. Muntzing (1930), родителями *G. bifida* и *G. tetrahit* являются *G. speciosa* и *G. pubescens*. Все четыре вида широко распространены в западной Европе, где в местах совместного произрастания вероятно и произошли процессы гибридизации.

В восточно-европейской России один из родителей – *G. pubescens* – встречается редко, только на северо-западе и западе, второй – *G. speciosa* – не заходит в южные районы, а именно в Белгородскую область, где распространены *G. bifida* и *G. tetrahit.*

Летом 2007 г. были проведены исследования в популяциях из Калужской и Смоленской областей. В предварительный морфологический анализ включены три вида *G. bifida G. tetrahit* и *G. speciosa*, которые в этих областях обычно встречались рядом. Как показал сравнительный анализ диагностических признаков, *G. speciosa* имеет часть признаков, которые его сближают с *G. tetrahit* – это такие признаки как: дистальный край средней лопасти без выемки; контур дистального края средней лопасти мелко волнисто-зубчатый, продольные вертикальные линии рисунка венчика средней лопасти занимают 2/3 средней лопасти и расположены только в проксимальной и центральной частях; присутствует V-образное углубления в области зева при соединении апофиз в их основании. *G. bifida* схож с *G. speciosa* по характеру расположения рисунка на средней доле (занимает всю среднюю долю) и по наличию пурпурного пятна в дистальной и центральной частях средней лопасти. Все остальные признаки были обнаружены с различной частотой у всех трех видов.

Дальнейшее проведение молекулярного анализа, возможно, более четко прояснит ситуацию гибридного происхождения *G. bifida* и *G. tetrahit.* Применение ДНК-маркеров в систематически трудных группах позволяет внести ясность и подобрать новые доступные морфологические признаки, используя цифровые технологии в определении видов.

Литература

Борисова А.Г. Пикульник – *Galeopsis* L. // Флора средней полосы европейской части СССР. 9 изд. 1964. С. 492–493.

Гладкова В.Н. Губоцветные – Lamiaceae Lindl. // Флора европейской части СССР. Т. 3. 1978. С. 124–209.

Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. Т. 3. 520 с.

Казакова М.В. Губоцветные – Labiatae Juss. // Флора средней полосы европейской части России. 10 изд. 2006. С. 429–443.

Тюнникова Н.В. Об объеме рода *Galeopsis* L. (Lamiaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 290–296.

Юзепчук С.В. Пикульник – *Galeopsis* L. // Флора СССР. Т. 21. 1954. С. 111–124.

Müntzing A. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis* // Hereditas. 1930. 13. P. 185–341.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ITS НЕКОТОРЫХ ОСТРОЛОДОЧНИКОВ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Михайлова Ю.В., Мачс Э.М., Родионов А.В., Разживин В.Ю.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН

Род *Oxytropis* DC. насчитывает около 350 видов и подвидов, из которых 64 встречаются в Арктике. Его представители распространены в умеренных, холодно-умеренных и холодных областях северного полушария. Арктические остролодочники относятся к подродам *Phacoxytropis* и *Oxytropis,* причем первый представлен в Арктике только одним видом *Oxytropis deflexa* с тремя подвидами. В подрод *Oxytropis* входят секции *Arctobia, Orobia, Baicalia* и *Glaeocephala* (Юрцев, 1986). В роде много видов субэндемичных и эндемичных для разных частей Арктики, отсутствуют виды с циркумполярным распространением, более того, для остролодочников с прерывистым ареалом характерна высокая межпопуляционная изменчивость (Yurtsev, 1999). Монограф остролодочников Б.А. Юрцев предложил несколько путей видообразования в роде *Oxytropis* (Yursev, 1997, 1999). Одним из главных механизмов, лежащих в основе этого процесса, является географическая изоляция, другим – полиплоидизация, особенно распространённая в секциях *Orobia, Baicalia* и *Glaeocephala*. Повышение уровня плоидности, возможно, является адаптацией к существованию в условиях холодного климата. У примитивных северных остролодочников (*Phacoxytropis* и частично секция *Arctobia*) видообразование происходит на диплоидном уровне. Третьим фактором видообразования Юрцев называет гибридизацию между видами, в том числе из различных секций (Yursev, 1997, 1999).

Для проверки и развития этих представлений необходимы дальнейшие исследования остролодочников В группах со сложной морфологической эволюцией мощным инструментов для разрешения вопросов об отношениях между таксонами может служить применение молекулярных маркеров. Род *Oxytropis* очень близок крупному и весьма неоднородному роду *Astagalus*. Для изучения его систематики и реконструкции филогении на низком таксономическом уровне были успешно использованы молекулярные маркеры, в частности последовательность ДНК внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS, internal transcribed spacer) рДНК (Wojciechowski, 1993, 1999).

Таблица 1

Вариабельные сайты в нуклеотидных последовательностях

таксоны	вариабельные сайты																	ссылка
O. nigrescens	T	C	G	C	G	G	G	A	Y	C	G	C	C	G	C	C	C	1
O. nigrescens (Тикси)	T	C	G	C	G	G	G	C	C	A	G	C	C	G	C	C	C	2
O. mertensians (Тикси)	T	C	G	C	G	G	G	C	C	A	G	C	C	G	C	C	C	2
O. mertensiana (Чукотка)	T	C	G	C	G	G	A	C	C	C	T	C	C	G	C	C	C	2
O. chukotica	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	T	C	2
O. semiglobosa	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	C	C	2
O. leucantha ssp. *tschukotcensis*	T	C	G	C	G	C	G	C	C	C	G	T	C	G	C	C	C	2
O. sericea	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	T	C	3
O. campestris var. *johannensis*	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	T	C	4
O. campestris ssp. *jordalii*	T	C	G	C	G	G	G	A	N	C	T	C	C	A	C	C	C	1
O. campestris ssp. *gracilis*	T	C	G	C	G	C	G	C	C	C	G	T	C	G	C	C	C	1
O. arctica ssp. *taymyrensis*	T	C	G	C	G	C	G	C	C	C	G	T	C	G	C	C	C	2
O. arctica var. *kovukukensis* WIS	C	C	G	G	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	C	1
O. arctica var. *koyukukensis* MIN	T	C	G	C	G	C	G	N	Y	C	G	T	Y	G	N	C	C	1
O. arctica var. *arctica* IBP	T	C	G	C	G	G	G	N	C	C	T	C	Y	G	C	C	C	1
O. arctica var. *arctica* SAG	T	C	G	C	G	G	G	M	C	C	T	C	C	G	A	C	C	1
O. arctica var. *arctica* TOR	C	C	G	C	G	G	G	N	N	C	G	N	C	G	A	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* VAB	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* KUG	T	C	G	C	G	M	G	C	T	C	G	N	C	G	N	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NON94	T	C	G	C	G	S	G	C	Y	C	G	T	C	G	C	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NON95	C	C	G	C	G	G	G	C	Y	C	G	Y	C	G	C	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NOR	C	C	G	C	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	C	1
O. arctica var. *barnebyana* KOT	T	C	G	C	G	C	G	C	C	C	G	T	C	G	C	C	C	1
O. kobukensis	Y	C	G	C	G	C	G	C	Y	C	G	T	C	G	C	C	C	1
O. tananensis	T	C	G	C	G	G	G	A	C	C	T	C	T	G	N	C	C	1
O. splendens	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	C	3
O. pilosa	T	C	G	C	A	G	G	C	C	T	G	C	C	G	C	C	C	3
O. viscida	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	T	C	3
O. lambertii	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	C	C	3
O. oreophila var. *juniperina*	T	C	G	T	G	G	G	C	C	C	T	C	C	G	C	C	C	3
O. szovitsii	T	A	G	C	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	C	3
O. multiceps	T	C	A	C	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	C	3
O. deflexa	T	C	G	C	G	G	G	C	C	C	G	C	C	G	C	C	T	4
положение нуклеотида в последовательности	28	46	47	58	61	69	77	101	115	116	117	120	139	140	141	166	201	

Условные обозначения: A – аденин; T – тимин; G – гуанин; C – цитозин; N – любое основание; У – цитозин или тимин (пиримидин); M – аденин или цитозин; S – цитозин или гуанин% ссылки: 1 –

Таблица 1

Вариабельные сайты в нуклеотидных последовательностях ITS2

таксоны	вариабельные сайты											ссылка
O. nigrescens	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. nigrescens (Тикси)	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. mertensians (Тикси)	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. mertensiana (Чукотка)	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G	T	2
O. pumilio	C	T	T	C	A	A	T	C	A	G	T	2
O. chukotica	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. semiglobosa	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. leucantha ssp. *tschukotcensis*	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. sericea	C	T	A	C	A	A	T	C	A	-	-	3
O. campestris var. *johannensis*	C	T	A	C	A	G	T	C	A	G	C	4
O. campestris ssp. *jordalii*	C	T	A	T	A	A	T	C	A	G	C	1
O. campestris ssp. *gracilis*	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica ssp. *taymyrensis*	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	2
O. arctica var. *koyukukensis*	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica var. *koyukukensis* MIN	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica var. *arctica* IBP	T	T	A	C	A	A	T	C	G	G	C	1
O. arctica var. *arctica* SAG	C	T	A	T	A	A	T	C	G	G	C	1
O. arctica var. *arctica* TOR	C	T	A	C	A	A	T	C	A	T	C	1
O. arctica var. *barnebyana* VAB	C	T	A	T	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica var. *barnebyana* KUG	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NON94	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NON95	C	T	A	C	A	A	T	C	A	T	C	1
O. arctica var. *barnebyana* NOR	C	T	A	C	A	A	T	C	A	T	C	1
O. arctica var. *barnebyana* KOT	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. kobukensis	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	1
O. tananensis	C	T	A	T	A	A	T	C	A	G	C	1
O. splendens	C	T	A	T	A	A	T	C	A	-	-	3
O. pilosa	C	C	T	C	G	A	C	C	A	-	-	3
O. viscida	C	T	A	C	A	A	T	C	A	-	-	3
O. lambertii	C	T	A	C	A	A	T	C	A	G	C	4
O. oreophila var. *juniperina*	C	T	A	C	A	A	T	C	A	-	-	3
O. szovitsii	C	T	T	C	A	A	C	C	A	-	-	3
O. multiceps	C	T	T	C	A	A	T	C	A	-	-	3
O. deflexa	C	T	T	C	A	A	C	T	A	G	C	4
положение нуклеотида в последовательности	7	23	34	92	104	121	155	162	166	181	192	

Целью нашей работы было получить последовательности ДНК ITS1, ITS2 и гена 5.8S рРНК арктических представителей рода *Oxytropis* и оценить возможность использования этого молекулярного маркера для реконструкции их филогении.

Были использованы следующие материалы: *Oxytropis mertensiana* Turcz.; (Чукотка), *O. mertensiana* Turcz. (Тикси), *O. nigrescens* (Тикси), *O. semiglobosa* Jurtz. (гористое правобережье Анадыря), *O. pumilio* (Pall.) Bunge (Северо-восток Корякского побережья), *O. czukotica* Jurtz. (Чукотка), *O. arctica* ssp. *taimyrensis* Jurtz. (Тикси), *O. leucantha* (Pall.) Bunge ssp. *tschukotcensis* Jurtz. (Чукотка).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) геномной ДНК проводили с праймерами ITS1P и ITS4. ПЦР-продукты секвенировали методом с использованием терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов. Выравнивание и анализ последовательностей ITS проводили с помощью программы Mega3.1. и BioEdit.

Длина полученных ITS фрагментов составила 602 пар оснований. Границы участков были определены путём сравнения с последовательностями ITS *O. nigrescens* и *O. tananensis* (Jorgensen, 2003). ITS1, ограниченный последовательностями 5'-TCGATG-3' и 5'-ATACAT-3', имел размер 230 пар оснований, а ITS2, который начинался 5'-CGTTGC-3' и заканчивался 5'-CGCTCA-3' – 208 пар оснований. Расхождения в последовательностях были очень малы, p-расстояние варьировались в пределах от 0 до 0,5% (расчёт путем попарного сравнения). Максимальное расстояние (0,5%) бы-

ло характерно для ITS представителей секции *Orobia* (*O. arctica* ssp. *taimyrensis*, *O. leucantha* и *O. semiglobosa)* и *O. czukotica* из *Arctobia*, с одной стороны, и *O. pumilio* и образцом *O. mertensiana* из Чукотки, с другой.

Генетическое разнообразие остролодочников по последовательностям ITS значительно ниже чем у ближайшего родственника – рода *Astragalus,* у которого расхождения по последовательностям варьировались от 0 до 18,8% для ITS1 и от 0 до 21,7% для ITS2 (Wojciechowski, 1993). Тогда как в той же работе различия между тремя остролодочниками, использованные авторами в качестве внешней группы, (*O. campestris* var. *johannensis*, *O. lambertii* и *O. deflexa*) составили 0,4–1,3% по ITS1 и 0,5–1,9% по ITS2 (Wojciechowski, 1993).

Мы сравнили ITS, полученные нами, с последовательностями остролодочников, представленными в GenBank: *O. splendens*, *O. multiceps*, *O .pilosa*, *O. viscida*, *O. sericea, O. besseyi*, *O .oreophila, O. szovitsii*, *O. lambertii* Pursh. (Wojciechowski 1993, 1999), *O. arctica*, *O campestris*, *O. kobukensis, O .nigrescens* и *O. tananensis* (Jorgensen, 2003). Расстояние между другими представителями *Orobia* и остролодочниками из секции *Arctobia* варьировалось от 0 до 1,4% . Относительно высокий процент расхождения по ITS (1,4%) встречался и внутри секции *Orobia*, например, между *O. arctica* var. *arctica* и *O. arctica* var. *barnebyana*, и даже в рамках одной разновидности *O. arctica* var. *arctica* между образцами, собранными в разных местах. Более значительным p-расстояние оказалось между представителем секции *Chrysantha O. pilosa* и остальными остролодочниками (1,4–2,8%), причем минимальным это расстояние было между *O. pilosa* и представителями *Arctobia.* Максимальные расхождения по последовательностям ITS (до 2,8%) наблюдались между *O. deflexa* из подрода *Phacoxytropis* и многими остролодочниками подрода *Oxytropis*.

Фрагмент ITS2 составил 208 пар оснований. Единичные замены в ITS2 наблюдались у *O. arctica var. arctica, O. deflexa, O. pilosa* и *O. campestris var johanensis*. Кроме того, у *O. nigrescens, O. mertensiana, O. pumilio, O. deflexa O. pilosa, O. szovitisii, O. multiceps* и *O. besseyi* в 31м положении располагался тимин, а у остальных – аденин. В ITS1 ряд нуклеотидных замен сосредоточен в положениях 114–122 и 138–141. Дивергенция ITS1 просматривалась по мутациям в положениях 28 (цитозин-тимин), 69 (гуанин-цитозин), 120 (гуанин-тимин) и 123 (цитозин-тимин). Замены по положениям 69 и 123 выделяют *O. arctica* ssp. *taimyrensis* и *O. leucantha* ssp. *tschukotcensis* из секвенированных нами видов. Расхождения по последовательностям наблюдалось и в пределах одного вида, собранного в разных районах. Так, последовательности ITS1 *O. nigrescens* из Аляски и Тикси различались по двум позициям, а *O. mertensiana* из Тикси и Чукотки – по трём.

Низкий полиморфизм по последовательностям ITS затрудняет использование этого молекулярного маркера для исследования развития рода *Oxytropis*, но является интересным примером эволюции ITS.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-01015 и программы «Динамика генофондов».

Литература.

Арктическая флора СССР. Выпуск 9, часть 2. Семейство *Leguminosae* / Под. ред. Б.А. Юрцева. Ленинград, 1986. 188 с.

Jorgensen J.J., Stehlik I., Brochmann C., Conti E. Implications of ITS sequences ad RAPd markers for the taxonomic and biogeography of the *Oxytropis campestrs* and *O. arctica* (*Fabaceae*) complexes in Alaska // J. Bot. 2003. Vol. 90. P. 1470–1480

Wojciechowski M.F., Sanderson M.J., Baldwin B.G., Donoghue M.J.. Monophyly of aneuploid *Astragalus* (*Fabaceae)*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences // . J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 711–722

Wojciechowski M.F., Sanderson M.J., Hu J.-M. Evidence of the monophyly of *Astragalus* (*Fabaceae*) and its major subgroups based on nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL* intron data // Syst. Botany. 1999. Vol. 24. P. 409–437

Yurtsev B.A. Analysis of evolutionary differrentiation in key arctic-alpine taxa: Dryas, Oxytropis sect. Arctobia and Taraxacum sect. Arctica. // Opera Bot. 1997. Vol. 132. P. 27–37

Yutsev B.A. Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis.* // The species concept in the High North – A Panarctic Flora Initiative. Oslo. 1999. P. 295–318

АНАЛИЗ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ В РОДЕ *POA* L. S.L. ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ ITS1 И ITS2 ЯДЕРНОГО ГЕНА 45S РРНК

Носов Н.Н.[1], КимЕ.С.[1], Мачс Э.М.[1], Пунина Е.О.[1], Пробатова Н.С.[2], Родионов А.В.[1]

[1]Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
[2]Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Род *Poa* L. – крупнейший в семействе злаков (*Poaceae*), насчитывающий около 575 видов (Gillespie, Soreng, 2005). Особый интерес представляет положение рода внутри трибы *Poeae*, а также эволюция кариотипов *Poa*. Систематика рода *Poa* до сих пор служит предметом дискуссий. Высокая плоидность большинства видов, частый апомиксис и гибридизация препятствуют созданию четкой системы рода и усложняют разграничение видов. Особенно это касается секций *Poa* и *Stenopoa*.

В связи с этим важность приобретают молекулярно-филогенетические методы, такие, как анализ последовательностей ядерных и хлоропластных генов. Мы секвенировали район ITS1-ген 5.8S рРНК-ITS2 у 20 видов и одного подвида рода *Poa*. Также мы добавили в анализ последовательности этого района других представителей рода *Poa* и триб *Aveneae* и *Poeae* из GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/). Сравнение ITS показало, что в целом род *Poa* парафилетичен, подроды *Arctopoa* и *Andinae* группируются с *Dupontia fischeri* и *Arctagrostis latifolia,* соответственно. Первый из исследованных видов подрода *Arctopoa*, *Poa schischkinii* – высокий аллополиплоид с 2n=70. По всей видимости, он происходит от гибридизации близкого вида *P. subfastigiata* с какой-то 28-хромосомной расой *Poa*, близкой современному виду *P. tibetica*. Интересно, что ITS *P. eminens* с 2n=42, считающегося одним из самых архаичных *Arctopoa* (Пробатова, 2003), практически не отличается от *P. schischkinii*. Можно предположить, что в геноме аллополиплоидного *P. schischkinii* доминируют и лучше всего амплифицируются последовательности рДНК, наиболее близкие к анцестральным для *Arctopoa*. Представители подродов *Arctopoa* и *Andinae* имеют ряд черт, отличающих их от видов рода *Poa* – например, развитая гиподерма листа и удлиненный островатый каллус у *Arctopoa*, ости нижних цветковых чешуй у *Andinae*.

Подрод *Poa* монофилетичен, при этом входит в состав высоко достоверной клады, включающей в себя подтрибу *Poinae*. Интересно отметить ряд базальных клад, в которые входят секции, считавшиеся базальными в предыдущих схемах рода (*Ochlopoa*, *Alpinae*, *Bolbophorum*, *Pandemos*) и кладу, в которую входят остальные секции и группы.

Несомненная взаимная близость ITS-последовательностей *Ochlopoa* (*P. infirma, P. supina* и *P. annua*), характеризующихся большим числом синапоморфных замен, указывает на естественность и сильную обособленность этой секции. В тоже время, наши данные согласуются с гипотезой о гибридном происхождении тетраплоида *P. annua* путем гибридизации двух диплоидных видов – *P. supina* и *P. infirma* (Tutin, 1957). Эта секция несет ряд предположительно плезиоморфных признаков – внутривлагалищное ветвление, отсутствие пучка волосков на каллусе нижних цветковых чешуй, длинные волоски на килях верхних цветковых чешуй. Впервые сведения о базальном положении этой секции приведены у Дж. Наннфельдта (Nannfeldt, 1935).

Секции *Alpinae* и *Bolbophorum* монофилетичны, как и в традиционных системах, но не объединяются с секцией *Poa*. У *P. alpina* на килях верхних цветковых чешуй также имеются длинные волоски, а не шипиковидные трихомы, что позволило некоторым авторам выделить его в группу *Semipilosae* (Oettingen, 1925, цит. по: Nannfeldt, 1935).

Остается неясным положение *P. trivialis* (sect. *Pandemos*), который группируется и с *P. alpina* и с *Ochlopoa*, но с чрезвычайно малой поддержкой (26–30%). Известные ITS-последовательности *P. trivialis* гетерогенны – образцы из Испании и Франции имеют характерную 3-х нуклеотидную делецию в ITS2, найденную также у *P. infirma,* и несут нуклеотидные замены, общие как с *P. alpina* так и с *P. annua*. Морфологически sect. *Pandemos* (=*sect. Coenopoa* Hyl.) стоит весьма обособленно от *Stenopoa*, ряд признаков сближает его с типовой секцией *Poa* (пирамидальная форма метелки), либо с *Ochlopoa* (простое анатомическое строение листьев, слабое опушение, сходство в форме роста) (Nannfeldt, 1935), с *Alpinae* (удлиненный и заостренный язычок верхних листьев); с *Homalopoa* (шероховатость влагалищ листьев) (Nannfeldt, 1935) К тому же, в секции *Pandemos* не отмечено ни случаев гибридизации с представителями других секций, ни вивипарии (Nannfeldt, 1935).Сравнение последовательностей ядерных генов *trx* и CDO504 также не дает определенного ответа о родстве *P. trivialis* (Patterson et al., 2005). Однако, как это следует из сравнения хлоропластных генов (Patterson et al., 2005; Gillespie, Soreng, 2005), по материнской линии вид определенно родственен *Stenopoa. P. trivialis* – первичный диплоид (2n=14), поэтому можно предполагать, что *P. trivialis* (или родственный вид) участвовал в образовании полиплоидных видов *Stenopoa,* а также видов секции *Poa* (Пробатова, 1969; Patterson et al., 2005).

Интересно отметить монофилетичность клады, в которую входят все остальные секции и группы. Первичные диплоиды из секций *Homalopoa – P. chaixii* и *P. remota*, *Macropoa – P. sibirica* занимают неопределенное положение в кладе. Это связано, видимо, с тем, что их ITS-последовательности близки консенсусной последовательности для этой большой клады, и не имеют собственных апоморфных замен. Эти виды считаются предковыми или близкими к предковым для большинства других представителей клады, например для видов типовой полиплоидной секции *Poa*, которая, скорее всего, в целом гибридогенная (Пробатова, 1969; Patterson et al., 2005). Виды секции *Poa* разделяются на две группы, в первую из которых попадают культивары *P. pratensis*, северная дерновинная раса *P. pratensis*, *P. angustifolia*, а во вторую – *P. alpigena* и *P. tianschanica*. *P. abbreviata* занимает неопределенную позицию, но не группируется со *Stenopoa*, как было выявлено при анализе хлоропластных генов (Gillespie, Soreng, 2005). В эту большую кладу входят также два американских высокогорных злака *Dissanthelium calycinum* и *Anthochloa lepidula*, хотя их ближайшие родственники внутри клады не ясны (низкий индекс бутстрэп-поддержки). *Anthochloa lepidula* ранее считали представителем трибы *Meliceae* (Clayton et al., 2002), в дальнейшем было показано их родство с мятликами (Quintanar et al., 2007).

Представители секций *Stenopoa*, *Tichopoa*, *Oreinos* и *Secundae* формируют хорошо поддержанную кладу. Первые 2 секции считаются близкородственными и в традиционных системах. В основном, они тетрап-

лоиды (2n=28), гексаплоиды (2n=42), (Соколовская, 1955; Цвелёв, 1976а), иногда вторичные диплоиды – например, *P. palustris* (Петрова, 1968). *P. glauca* – высокополиплоидный вид, до 2n =70. С ними же группируется *P. hartzii*. Морфологически *P. hartzii* похож на представителей секции *Abbreviatae*, но имеет волосковидные трихомы на килях верхней цветковой чешуи, сближающие его с видами секции *Alpinae*. Скорее всего, он происходит от гибридизации *P. glauca* с видами секции *Alpinae* (Nannfeldt, 1935), либо родственен видам секции *Secundae* (Gillespie, Soreng, 2005).

Новозеландские мятлики (кроме *P. ramosissima,* занимающего неопределенное положение), судя по ITS, разделяются на две монофилетические группы. Первая из них включает высокополиплоидные мятлики *P. cita*, *P. chathamica, P. litorosa*, и тетраплоидные *P. anceps* и *P. triodioides* (=*Austrofestuca littoralis*). Виды *Poa*, входящие в эту кладу – скорее всего, произошли от предков, близких *Homalopoa*, так как, например, *P. anceps* явно имеет морфологические черты, близкие к *Homalopoa* – крупные размеры, уплощенные влагалища листьев с небольшим крылатым килем. *P. triodioides* (=*Austrofestuca littoralis*), напротив, имеет черты, сближающие ее с представителями подтрибы *Festucinae*, и с видами подрода *Andinae* – заостренный кончик нижней цветковой чешуи, опушенные лодикулы, длинные волоски на оси колоска (Edgar, 1986; Gillespie, Soreng, 2005). Можно предположить, что в образовании *P. triodioides* участвовало несколько неродственных представителей трибы *Poeae*, в частности виды родства *P. anceps* и *Andinae*. Любопытно, что новозеландские *Hookerochloa hookeriana* и *Festucella eriopoda*, виды, ранее относимые к роду *Austrofestuca,* по данным молекулярно-филогенетического анализа оказываются близкими именно к подроду *Andinae* и *Arctagrostis latifolia,* резко отличаясь от представителей подрода *Poa* s.str. Вторая группа новозеландских мятликов – тетраплоиды, представители крупной группы родства (Edgar, 1986). Судя по ITS, они монофилетичны с *P. arctica, P. turneri, P. smirnowii* из подсекции *Malacanthae* секции *Poa*. Первый из них, по-видимому, является сложным гибридогенным видом, один из предков для которого мог быть вид секции *Malacanthae*, а вторым, может быть, вид из секции *Abbreviatae*. Возможно, это свидетельство межполюсной дизъюнкции – носитель одного из предковых геномов большинства тетраплоидных новозеландских видов был родственен *Malacanthae* и расселился в Южное полушарие, например, по цепи Кордильер. Любопытно, что виды подсекции *Malacanthae* сохранили ряд признаков, считающихся базальными – длинные волоски на килях верхних цветковых чешуй, внутривлагалищное ветвление у некоторых видов, напоминая этим виды секции *Alpinae*.

Для того, чтобы проверить заключения о естественности (достоверности) групп общности видов *Poa*, выявленных при анализе быстро эволюционирующих последовательностей ITS, мы проанализировали медленно изменяющуюся в эволюции 5.8S рРНК мятликов. Все 9 видов клады (*Stenopoa+Oreinos+Tichopoa+P. hartzii*) несли характерную только для них замену С→А в положении 156, что подтверждает несомненную близость этих секций. По две уникальные замены отличали 5.8S рРНК *Pandemos* и *Ochlopoa* от типичной (вероятно, предковой для *Poa*) последовательности, что является аргументом в пользу относительной давности дивергенции этих секций. И, наконец, 5.8S рРНК *Arctopoa* и *Andinae* отличается от 5.8S рРНК других *Poa* характерной заменой в однонитевом районе третьей шпильки, такой же, как у *Dupontia, Arctagrostis, Hookerochloa* и *Festucella,* что служит дополнительным веским аргументом в пользу разделения *Poa* и *Arctopoa* на два отдельных рода (Пробатова, 1974, 2003).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №№ 06-04-48399, 07-04-00610) и Программы «Динамика генофондов».

Литература

Петрова О.А. Хромосомный состав некоторых злаков флоры Украины в связи с условиями их произрастания. // Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968. С.37-39.

Пробатова Н.С. К вопросу о системе рода мятлик (*Poa* L.) в связи с изучением его дальневосточных представителей. // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 1969. Вып.16. С.117 – 127.

Пробатова Н.С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1974. Вып. 11. С. 44–55.

Пробатова Н.С. Род *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*): таксономия, числа хромосом, биогеография и дифференциация // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 89–130.

Соколовская А. П. Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков. // Бот. журн. 1955. Т. 40 №6. С. 850–853.

Цвелёв Н.Н. О происхождении арктических злаков (*Poaceae*). // Бот. журн. 1976а. Т. 61. №10. С. 1354–1363.

Clayton W.D., Harman K.T., Williamson H. (2002 onwards). World Grass Species: Descriptions, Identification, and Information Retrieval //http://www.kew.org/data/grasses-db.html.

Edgar E. Poa in New Zealand. // N. Z. J. Bot. 1986. Vol. 24. P. 425–503.

Gillespie L.J., Soreng R.J. A phylogenetic analysis of the Bluegrass Genus *Poa* based on cpDNA restriction site data. // Syst. Bot. 2005. Vol. 30. P. 84–105.

Nannfeldt J.A. Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* group. A contribution to the history of the North European mountain floras. // Symb. Bot. Ups. 1935. Vol. 1. № 5. P. 1–113.

Patterson J.P., Larson S.R., Johnson P.G. Genome relationships in polyploid *Poa pratensis* and other *Poa* species inferred from phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast DNA sequences. // Genome. 2005. Vol. 48. P. 76–87.

Quintanar A., Castrovejo S., Catalan P. Phylogeny of the tribe *Aveneae* (*Pooideae, Poaceae*) inferred from plastid trnT-F and nuclear ITS sequences // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. P. 1554–1569.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СКАНДИНАВСКИХ СОРТОВ ОВСА ПОСЕВНОГО ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

Перчук И.Н., Лоскутов И.Г.

С-Петербург, ГНЦ РФ ВНИИР им. Н. И. Вавилова

В настоящее время методы молекулярных маркеров (белков, нуклеиновых кислот) активно привлекаются для решения теоретических и практических задач селекции злаков, в том числе представителей рода *Avena* L. Использование метода RAPD-анализа и электрофореза авенина (запасного белка семян овса) позволило оценить меж- и внутривидовое разнообразие дикорастущих и культурных видов овса, уточнить видовую принадлежность ряда образцов (Перчук, Лоскутов, Окуно , 2002; Лоскутов, Губарева, Алпатьева, 2005; Лоскутов, 2007). Овес посевной – А*vena sativa* L. –является одной из важнейших сельскохозяйственных культур. Использование электрофореза авенина наряду с анализом морфологических признаков дает наиболее полное представление о генетическом разнообразии овса посевного. Полученная информация позволяет максимально эффективно изучать коллекцию данной культуры и использовать ее. Многокомпонентность и гетерогенность электрофоретического спектра авенина позволяет использовать этот признак для характеристики и идентификации образцов, сортов и линий данного вида овса (Зеленская, Конарев, Лоскутов и др., 2004).

Целью настоящей работы являлось изучение внутривидового разнообразия скандинавских сортов овса посевного из коллекции ВИР. Материалом для исследования послужили 16 сортов из Дании, 15 сортов из Норвегии, 26 сортов из Швеции и 18 сортов из Финляндии. В то же время, данные сорта представляли внутривидовое разнообразие и относились к 7 разновидностям овса посевного: var. *mutica* (34 сорта), var. *aurea* (11), var. *aristata* (10), var. *montana* (8), var. *brunnea* (8), var. *inermis* (2), var. *flava* (1) и *var. ligulata* (1). Состав сорта по типам спектра авенина определяли при посеменном электрофоретическом анализе , где каждому биотипу (генотипу) сорта соответствовал свой тип электрофоретического спектра. Сравнение сортов по составу проводили на основании показателя частоты встречаемости типа спектра в стандартной выборке (100 зерновок). Суммарный электрофоретический спектр авенина для данной выборки состоял из 22 компонентов, соответствующих α-, β- и БП – фракциям проламинов злаков. Зарегистрировано 50 типов спектра, состоящих из 5–10 компонентов. Показатель частоты встречаемости 12 типов спектра в стандартной выборке был незначительным – 1–8% . Для остальных типов спектра этот показатель составил от 10 до 100% . Состав образцов и сортов большинства самоопыляющихся культур характеризуется очень низким уровнем полиморфизма по типам спектра проламина. Это было отмечено и для скандинавских сортов. В составе 50 сортов зарегистрировано 1 – 3 типа спектра авенина, причем доля доминирующего типа спектра составляла 90 – 100% . Лишь у 15 сортов этот показатель был ниже (43–75%) при 3–6 зарегистрированных типов спектра.

Проведенный сравнительный анализ показал, что чуть больше половины изученных сортов являются оригинальными по составу спектров. Одни и те же типы спектров были зарегистрированы в составе сортов из разных стран, однако, показатели частоты их встречаемости варьировали в пределах 1 – 100% . В составе сортов каждой из стран было отмечено по 3 – 5 типов спектра (с частотой встречаемости более 15%), характерных только для одной страны. Для Дании специфичны типы спектра №№ 3, 11, 28, 65 ; для Швеции – №№ 1, 62, 63, 67 ; для Финляндии – №№ 17, 19, 57 ; для Норвегии – №№ 16, 43, 70, 74, 76.

Среди остальных сортов были выявлены группы сортов, генетически близкие по своей природе. Так, в составе 13 сортов из всех четырех стран доминировал тип спектра № 13 (93 – 100%). Такой же показатель отмечен для типа спектра № 25 у 4 сортов из Дании, Финляндии и Швеции; для типа спектра № 7 для 5 сортов из Дании и Швеции. Генетически близкие сорта были отмечены и в каждой отдельной стране. Возможно это связано с происхождением сортов – задачами и методами их селекции. Некоторые сорта были созданы в одном и том же временном интервале. В родословных некоторых генетически близких пар сортов из Дании и Швеции упоминаются одни и те же источники их происхождения. При проведении кластерного анализа на основе коэффициентов сходства доминирующих типов спектра по Дайсу такие сорта образовывали отдельные кластеры. Но четкого деления на кластеры, связанного с происхождением сортов или их систематическим положением не наблюдалось. Однако, при использовании однофакторного дисперсионного анализа были выявлены достоверные различия по частотам встречаемости отдельных компонентов авенина в доминирующих типах спектра. Эти различия были достоверны как между сортами из разных стран, так и между сортами, принадлежащими к различным разновидностям овса посевного. Причем, «вклад» в различия между сортами определялся разными компонентами авенина. За различия между сортами из разных стран «отвечали» некоторые компоненты, относящиеся к группе α – и β – проламинов. Различия между сортами, принадле-

жащими к разным разновидностям овса, были обусловлены компонентами быстрых проламинов (БП). Разновидности овса определяются набором морфологических признаков, имеющих важное таксономическое значение, связанных со структурой репродуктивных органов овса, а именно, с окраской цветковой чешуи, наличием на ней ости и с характером метелки. Ранее установлено, что синтез компонентов авенина овса посевного контролируется тремя независимыми локусами Avn A, Avn B и Avn C, расположенными в трех гомеологичных хромосомах генома овса посевного (Портянко, Поморцев, Калашник и др., 1987). Компоненты α – и β – проламинов кодируются аллелями, расположенными во всех трех локусах. Синтез компонентов БП контролируется аллелями, принадлежащими только локусу Avn C. Возможно, что эта группа авенинов представляется наиболее перспективной для изучения филогении и систематики данного вида овса. Данная работа была проведена на селекционных сортах, которые были подвергнуты определенному отбору. Однако, тенденции, отмеченные в настоящей работе могут быть использованы при дальнейшем изучении генофонда овса посевного с привлечением нового дикорастущего, местного и селекционного материала.

Литература

Зеленская Е.Г., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., Стрельченко П.П. Характеристика старо-местных форм овса посевного (Avena sativa L.) из коллекции ВИР по полиморфизму авенина.// Аграрная Россия. 2004. № 6.С.50 – 58.

Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., Алпатьева Н.В. Полиморфизм авенина в изучении дикорастущих видов овса. .// Аграрная Россия. 2005. № 2. С.43 – 48.

Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб. ГНЦ РФ ВИР. 2007. 336 с.

Перчук И.Н., Лоскутов И.Г.,Окуно К. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа.// Аграрная Россия. 2002. № 3. С.41 – 44

Портянко В.А., Поморцев А.А., Калашник Н.А., Богачков В.И., Созинов А.А. Генетический контроль авенинов и принципы их классификации. // Генетика. 1987. Т. 23. № 5. С.845 – 853.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ РЕФУГИУМЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ: МОЛЕКУЛЯРНЫЙ ПОДХОД

Полежаева М.А.[1], Семериков В.Л.[2]

[1]Магадан, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
[2]Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Оледенение на территории Северо-Востока Азии в период последнего (сартанского) максимума около 18–20 тыс. лет назад носило сетчатый характер. Таким образом, большая его часть была свободна от ледниковых покровов, но в силу суровости климата (низкие среднегодовые температуры и малое количество осадков) растительность в основном была представлена тундровыми сообществами. Эрик Хультен (1937) рассматривал данную территорию в качестве плейстоценового рефугиума для трав и кустарников, давшим начало современной арктической флоре, однако только сравнительно недавно стали появляться данные о его роли как убежища для бореальных деревьев и кустарников (Brubaker et. al., 2005). Существует мнение, что один из рефугиумов, в котором сохранялись такие представители древесной растительности как *Larix dahurica s.l., Betula fruticosa*, *B.middendorffii, Populus suaveolens* и др., в течение ледниковых интервалов позднего плейстоцена мог располагаться на узкой полосе суши вдоль северного побережья Охотского моря (Ложкин, 2002).

Как основная лесообразующая порода Восточной Сибири и Дальнего Востока России лиственница является хорошим объектом для изучения данного вопроса. Несмотря на многочисленные работы, посвященные исследованию рода *Larix,* единого мнения о количестве видов в нем нет. Это обусловлено явлением интрогрессивной гибридизации, в результате которой появляются межвидовые гибриды с промежуточными характеристиками. Для территории Восточной Сибири и Дальнего Востока согласно Боброву (1978) выделяют 7 видов, из них 3 гибридных: *Larix kamtschatica* (Rupr.), *L.*x *maritima* Sukacz*., L.olgensis* A.Henry*, L.*x *lubarskii* Sukacz*., L.*x *czekanowskii* Szaf*., L.gmelinii* Rupr. и *L.cajanderi* Mayr. Число видов варьирует у разных авторов в основном за счет придания видовой самостоятельности некоторым гибридным формам (Колесников, 1946; Дылис, 1961 и др.)

Основным методом, использующимся для палеореконструкций растительности, является палинологический. Однако известно, что данный метод имеет ряд недостатков, таких как переотложение пыльцы из более древних слоев, ее плохая сохранность, а также перенос пыльцы на большие расстояния. Например, известно, что в современных спорово-пыльцевых спектрах из отложений озер Северо-Востока Азии часто в больших количествах обнаруживается перенесенная ветром пыльца тех растений, которые произрастают в нескольких сотнях и даже тысячах километров от места взятия пробы

(Ложкин, 2002). В то же время, очевидно, что резкие климатические флуктуации, обуславливающие динамику растительного покрова, наложили отпечаток на генетическую структуру видов, изменявших свой ареал во время чередования холодных и теплых эпох. В настоящее время молекулярные методы анализа генетической изменчивости стали еще одним эффективным инструментом, позволяющим делать выводы об истории видов. Одним из таких методов является анализ микросателлитов (коротких тандемных повторов) хлоропалстной ДНК. Особенностью данного типа молекулярных маркеров является их унипарентальное наследование. В сем. Pinaceae хлоропласты наследуются только по отцовской линии, что обуславливает в два раза меньший эффективный размер популяции по сравнению с ядерными генами (Neale, 1989). Поток генов хпДНК в основном происходит за счет распространения пыльцы. В ряде работ этот метод успешно использовались для биогеографических выводов (Provan et. al., 2001; Семерикова, 2007).

Цель исследования заключалась в изучении изменчивости двух микросателлитов хлоропалстной ДНК в 44 выборках из естественных мест произрастания лиственницы в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке России: Красноярского края, Забайкалья, северо-восточной Якутии, Магаданской области, Чукотки, Камчатки, Хабаровского края, Амурской области, Сахалина и Курильских островов, размер выборок составлял от 12 до 30 индивидуумов. Также для сравнения в анализ был включен материал, ранее исследованный В.Л. Семериковым (2007) – 5 выборок: из Бурятии (№48), Читинской области (№47), Приморья (№35, 36) и Японии (№49). Размер выборок от 8 до 20 индивидуумов. Номера выборок указаны на рис.1.

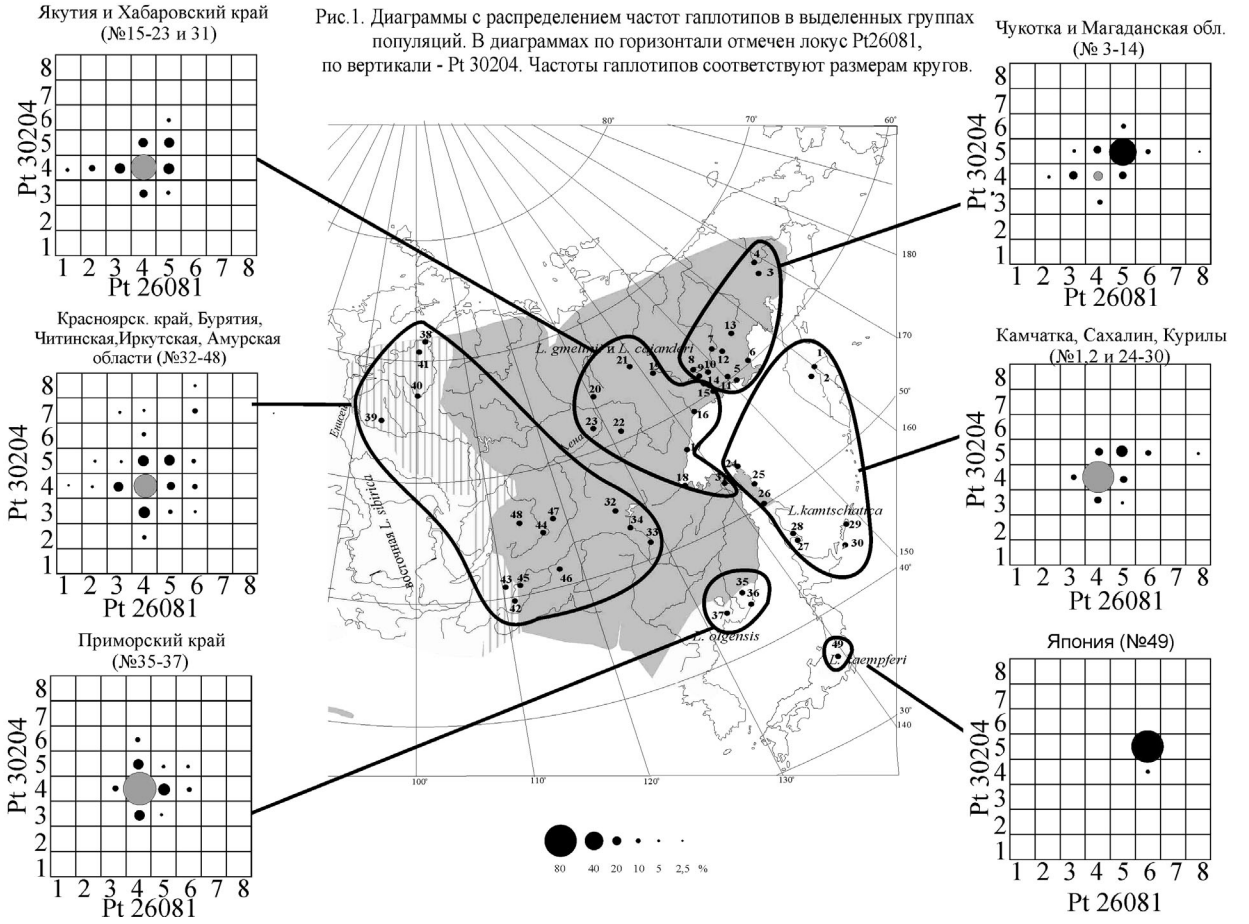


Рис.1. Диаграммы с распределением частот гаплотипов в выделенных группах популяций. В диаграммах по горизонтали отмечен локус Pt26081, по вертикали - Pt 30204. Частоты гаплотипов соответствуют размерам кругов.

Анализ проводили с использованием универсальных пар праймеров для хлоропластных микросателлитов, сконструированных на основе сиквенса *Pinus tunbergii* – Pt 26081 и Pt30204 (Vendramin et. al., 1996) методом полимеразной цепной реакции. Генетическая изменчивость внутри выборок, между ними и между группами выборок оценивалась с помощью анализа молекулярной вариации AMOVA с использованием программы Arlequine 2.000. Вычислялись статистики: Gst (на основе частот гаплотипов в выборках без учета информации о степени их сходства) и Rst (аналога, вычисленного с учетом генетических дистанций между гаплотипами). Сравнение Gst и Rst проводили с помощью программы Permut CPSSR (www. Pierroton.intra.fr/genetics/labo/Software/).

Изменчивость по обоим микросателлитам определялась наличием нескольких аллелей (вариантов размеров амплификации), самому короткому из которых условно присваивался номер 1, на один нуклеотид длиннее – 2 и т.д. Их сочетания позволили выявить 22 гаплотипа.

Для удобства сравнения результатов выборки были объединены в шесть групп. Значение индексов Gst= 0,197, Rst= 0,236 указывают, что большая часть изменчивости сосредоточена внутри выборок, на долю изменчивости между выборками приходится при использовании показателя Rst 10, 86%, при использовании Gst – 6,77%, а между сформированными группами популяций – 12,7% и 12,93%, соответственно, что говорит о высокой степени генетической дифференциации выделенных групп. Однако показатель Rst недостоверно больше Gst (P=0,223), следовательно, нет тенденции к совместному сосуществованию филогенетически близких гаплотипов в одной выборке, и, по всей видимости, они имеют общее происхождение.

Относительно разнообразия гаплотипов в отдельных выборках число их варьировало от 1 до 9. Один гаплотип – 4/4 (здесь и далее первая цифра соответствует аллелю локуса Pt26081, вторая – Pt30204) оказался фиксированным для о.Шикотан (выборка №30, количество индивидуумов 25). Наибольшее разнообразие гаплотипов (5–9) наблюдалось в выборках (№38–48). В остальных выборках чаще всего присутствовало 3–4 гаплотипа.

Соотношение частоты гаплотипов в разных географических группах неодинаково (Рис.1). Единственная выборка из Японии (№49), где произрастает *L.leptolepis* выделена в самостоятельную группу из-за резкого отличия по частоте гаплотипов 6/5 и 6/4 – 87,5% и 12,5%, соответственно. Малое разнообразие гаплотипов, вероятно, обусловлено резким сокращением численности этой лиственницы в прошлом и ее длительной изоляцией. В настоящее время природный ареал произрастания *L.leptolepis* невелик и ограничен центральной горной областью о. Хонсю, на высоте 500–2300 м.над у.м. Наибольшее разнообразие гаплотипов характерно для группы, объединяющей выборки из юго-западной части ареала *L.gmelinii* и зоны контакта между *L.gmelinii* и *L.sibirica* (*L.*x *czekanowskii)* в основном за счет присутствия с низкой частотой редких гаплотипов, что, видимо, связано с внедрением хлоропластных генов сибирской лиственницы. Таким образом подтверждается гибридизация между этими видами. В целом для всех групп, кроме Японии были характерны шесть общих гаплотипов: 5/5, 4/5, 5/4, 4/4 ,4/3 и 3/4. Из них наиболее отчетливо выделяется группа, объединяющая популяции к востоку от Верхоянского хребта. Здесь гаплотип 5/5 достигает максимальной частоты 57%, тогда как в остальных группах не превышает 11%. Этот факт отражает так называемый эффект «бутылочного горлышка», прохождение которого в популяции сопровождается значительным генетическим дрейфом. Маркеры хлоропластной ДНК, наследуемые унипарентально, тем более чувствительны к подобным историческим событиям. При дальнейшем расселении преимущество в распространении получает тот гаплотип, который с большей частотой был представлен в изолированной популяции. Таким образом, полученные результаты подтверждают возможность сохранения лиственницы Каяндера во время последнего ледникового максимума в изолированных убежищах на территории Магаданской области и дальнейшее ее расселение по всему северо-востоку Азии. Однако вопрос о количестве возможных рефугиумов остается открытым. Для его решение необходимы дальнейшие исследования.

Оставшиеся четыре группы весьма схожи между собой по частоте основных гаплотипов, несмотря на то, что включают разные виды. Это, с одной стороны, может объясняться общностью их происхождения, хотя, с другой, исследования изменчивости митохондриальной ДНК (Семериков, Полежаева, 2007), показывают довольно четкие отличия популяций Камчатки, Сахалина и Приморья. Вероятнее всего более слабо выраженная генетическая структура по хлоропластным маркерам обусловлена интенсивными пыльцевыми потоками. Известно, что пыльца ветроопыляемых видов, к которым относится и лиственница, может разноситься на сотни километров, таким образом достаточно быстро стирая накопившиеся во времени генетические различия. В данном случае Верхоянский хребет, покрытый во время сартанского максимума ледниками, выступал в качестве мощного физического барьера, препятствующего перемешиванию генетических потоков.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 07-04-90824 и грантов ДВО 07-III-Д06-065 и 06-I- П11-036.

Литература

Бобров Е.Г. Лесообразующие Хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978, 189с.

*Дылис Н.В.*Лиственницы Восточной Сибири и Дальнего Востока. – М.: изд-во АН СССР, 1961, 209с.

Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции Pauciseriales Patschke – В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР.- Вып. 2. – М.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 321–364.

Ложкин А.В. Современный пыльцевой дождь в арктических районах Берингии и реконструкция растительности ледниковых интервалов плейстоцена // Четвертичная палеогеография Берингии. – Магадан, 2002. С. 13–27.

Семериков В.Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill. Автореф. дисс. на соискание ученой степени д.б.н.- Екатеринбург, 2007. 42с.

Семериков В.Л., Полежаева М.А. Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока. // Генетика, 2007 – Т. 43, №6. – С. 782–789

Семерикова С.А., Семериков В.Л. Изменчивость хлоропластных микросателлитных локусов у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и двух дальневосточных видов пихт *A.nephrolepis* (Trautv.) Maxim. и *A. sachalinensis* Fr. Schmidt // Генетика, 2007. – Т 43, № 12. – С.1–10.

Brubaker L.B., Anderson P.M., Edwards M.E., Lozhkin A.V. Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data // Journal of Biogeography (2005) 32. pp. 833–848

Hulten E . Outline of the History of Arctic and Boreal Biota During the Quaternary Period. Lehre J Cramer, New York.1937. 345 p.

Neale D.B., Sederoff R.R. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in loblolly pine//Theoretical and Applied Genetics. 1089.V.77,pp.212–216

Provan J., Powell W., Hollingsworth P.M. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution // Trends in Ecology and Evolution. 2001. V.16, pp.142–147.

Vendramin G. G., Lelli L., Rossi P., Morgante M. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae // Molecular Ecology 1996.V.5, pp.111–114.

МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОЛЕКУЛЯРНОГО МАРКИРОВАНИЯ

Потокина Е.К., Александрова Т.Г.

Санкт-Петербург, Всероссийский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР)

При обработке результатов анализа генетического разнообразия с использованием молекулярных маркеров традиционными являются приемы «числовой таксономии» (Sneath, Sokal, 1963). В качестве признака рассматривается факт «присутствия (1)» или «отсутствия (0)» фрагментов с одинаковой молекулярной массой на электрофореграмме. Анализ начинается с составления бинарной (1/0) матрицы, на ее основе рассчитываются попарные коэффициенты сходства между исследуемыми образцами. Расчет попарных коэффициентов сходства практически всегда имеет в виду расчет процента совпадения «присутствия/отсутствия» фрагментов у двух образцов от общего числа наблюдений (Jaccard, 1908; Dice, 1945; Nei, Li, 1979). Полученная матрица коэффициентов сходства визуализируется с помощью дендрограммы, которая графически отображает степень генетического сходства между образцами (или филогенетической близости между таксонами). Описанная процедура является весьма эффективной при сравнении видов или таксонов более крупного ранга, так как у видов всегда присутствует определенный процент видо-специфичных аллелей. Чем больше этот процент у конкретного вида, тем меньше его коэффициент сходства с остальной выборкой, тем более обособлен вид с филогенетической точки зрения.

Специфика анализа внутривидового разнообразия состоит в том, что популяции различаются не фактом присутствия или отсутствия определенных аллелей, а их частотным соотношением. Поэтому для классификации внутривидового разнообразия более эффективным является расчет коэффициента генетического сходства популяций, основанный на сравнении частотного соотношения аллелей (Nei, 1972). В работе анализировалась частота встречаемости 64 AFLP-фрагментов (AFLP, Amplified Fragment Length Polymorphism) в образцах сорнополевых и дикорастущих популяциях посевной вики (*Vicia sativa* L.) из коллекции ВИР. Образцы были собраны в 11 эколого-географических регионах России и сопредельных государств. Дендрограмма UPGMA (невзвешенный парно-групповой кластерный анализ с арифметическим усреднением), отражающая расчитанные генетические дистанции по Nei (1972) показала, что степень сходства регионов по частоте встречаемости AFLP-фрагментов в популяциях пропорциональна их географической близости. Наиболее сходными с генетической точки зрения являются популяции из Поволжья, Центрального, Центрально-Черноземного и Северо-Западного регионов. Наиболее обособленными являются популяции из государств Закавказья, а также образцы из Сибири. Проведенный анализ дает общее представление о степени сходства популяций посевной вики из разных регионов. Однако, с практической точки зрения организации и использования генофонда, гораздо более важным представляется охарактеризовать генетические различия популяций, собранных из одного эколого-географического региона.

Если отдельные части ареала вида различаются частотным соотношением аллелей, то для каждого конкретного региона появляется возможность различать редкие и широко встречающиеся аллели, и на основе частоты их встречаемости проводить процедуру «взвешивания» аллелей, выявленных у популяций с помощью молекулярного маркирования. Как следствие, каждая популяция в пределах конкретного региона может быть охарактеризована с точки зрения пропорции редких и обычных аллелей в виде расчитанного коэффициента генетической оригинальности (КГО) в системе местного генофонда.

Таблица 1.

Схема расчета коэффициэнта генетической оригинальности популяции в системе местного генофонда на примере 80 образцов коллекции ВИР из Поволжья и Волго-Вятского региона. Слева: исходная матрица присутствия-отсутствия AFLP-фрагментов у образцов (k00000 – номера каталога ВИР). В центре: «Взвешенные» значения присутствия-отсутствия AFLP-фрагментов, рассчитанные на основе частоты их встречаемости в выборке. Справа: ∑-сумма «весов» всех AFLP-фрагментов для каждого образца. КГО=∑/n – коэффициент генетической оригинальности образца как частное полученной суммы и количества проанализированных AFLP-фрагментов (n=59). Log КГО – логарифм КГО по основанию 2. «КГО по шкале» – градация значения КГО по 5-бальной шкале

AFLP (Н.П.)	285	292	300	248	228	…
K00843	0	1	1	0	0	…
K31049	1	1	1	0	0	…
K34622	0	1	1	0	0	…
K00811	0	1	1	0	0	…
K00833	0	1	1	1	0	…
K00839	0	1	1	0	0	…
K00841	0	1	0	0	0	…
K00842	0	1	1	1	0	…
K00846	0	1	1	1	0	…
K00847	0	1	1	0	0	…
…	…	…	…	…	…	…
K34421	0	1	1	0	0	…
K34547	0	1	1	0	0	…
K30949	0	1	1	1	0	…
K32209	1	1	1	1	0	…
K35994	0	1	1	0	0	…
K32521	0	1	1	0	0	…
K27793	0	1	1	0	0	…
K33300	1	1	1	0	0	…
K33301	0	1	1	0	0	…
K34538	0	1	0	0	0	…
КОЛ-ВО «1»	15	76	61	10	4	…
КОЛ-ВО «0»	65	4	19	70	76	…
« ВЕС» «1»	65/15	4/76	19/61	70/10	76/4	…
« ВЕС» «0»	15/65	76/4	61/19	70/10	4/76	…

AFLP (Н.П.)	285	292	300	248	228	…
K00843	0,23	005	0,31	0,14	0,05	…
K31049	4,33	0,05	0,31	0,14	0,05	…
K34622	0,23	0,05	0,31	0,14	0,05	…
K00811	0,23	0,05	0,31	0,14	0,05	…
K00833	0,23	0,05	0,31	7,00	0,05	…
K00839	0,23	0,05	0,31	0,14	0,05	…
K00841	0,23	0,05	3,21	0,14	0,05	…
K00842	0,23	0,05	0,31	7,00	0,05	…
K00846	0,23	0,05	0,31	7,00	0,05	…
K00847	0,23	0,05	0,31	0,14	0,05	…
…	…	…	…	…	…	…
K34421	0,23	0,05	0,31	0.14	0.05	…
K34547	0.23	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K30949	0.23	0.05	0.31	7.00	0.05	…
K32209	4.33	0.05	0.31	7.00	0.05	…
K35994	0.23	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K32521	0.23	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K27793	0.23	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K33300	4.33	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K33301	0.23	0.05	0.31	0.14	0.05	…
K34538	0.23	0.05	3.21	0.14	0.05	…
КОЛ-ВО «1»	15	76	61	10	4	…
КОЛ-ВО «0»	65	4	19	70	76	…
« ВЕС» «1»	4.33	0.05	0.31	7.00	19.0	…
« ВЕС» «0»	0.23	19.0	3.21	0.14	0.05	…

∑	КГО=∑/N	LOG КГО	КГО ПО ШКАЛЕ
56,32	0,95	-0,07	3
40,45	0,69	-0,55	3
72,82	1,23	0,30	4
16,20	0,27	-1,87	1
44,18	0,75	-0,42	3
60,92	1,03	0,05	3
49,47	0,84	-0,25	3
89,73	1,52	0,61	4
76,09	1,29	0,37	4
247,14	4,19	2,07	5
…	…	…	…
26.38	0.45	-1.16	1
47.37	0.80	-0.32	3
32.31	0.55	-0.87	2
69.01	1.17	0.23	3
38.25	0.65	-0.63	3
50.69	0.86	-0.22	3
68.76	1.17	0.22	3
30.23	0.51	-0.97	2
51.78	0.88	-0.19	3
95.52	1.62	0.70	4

Предлагаемый способ классификации внутривидового разнообразия по результатам молекулярного маркирования основан на принципе «взвешивания» признаков в зависимости от частоты их встречаемости (Смирнов, 1969; 1971). Метод Е.С.Смирнова (1969) был создан для оценки степени сходства между таксонами и широко используется в систематике. По Смирнову, признаки таксонов не являются равновесными, так как бывают признаками редкими и часто встречающимися. Факт совпадения редких признаков у таксонов следует считать более информативным, чем сходство по часто встречающимся характеристикам. Смирнов предложил рассчитывать «коэффициент отношения» таксонов как усредненное значение весов всех признаков сравниваемых между таксонами: чем больше совпадающих редких признаков, тем выше коэффициент отношения. Следуя той же логике, возможно расчитать коэффициент отношения таксона к самому себе (Txx), который фактически показывает степень оригинальности таксона. Наименьшее значение Txx должно быть у таксонов «ординарных», обладающих набором часто встречающихся признаков и принадлежащих некоему ядру, которое предполагается в данной группе. Максимальное значение Txx присуще «оригинальным» таксонам, сочетающим наиболее редко встречаемые признаки.

Принцип Смирнова вполне может быть применим к изучаемой группе образцов (популяций), происходящих из одного эколого-географического региона, которые необходимо сравнить между собой по их генетическим характеристикам, выявленным, например, с помощью маркеров AFLP. Чем больше в образце генотипов с редкими для данного региона аллелями AFLP, тем выше степень его оригинальности (специфичности) в системе популяций региона. В интерпретации генофонда это может означать, что в одном собранном образце преобладают генотипы наиболее характерные для данной местности, а в другом образце, удалось «поймать» редкие генотипы, нехарактерные для местной среды обитания, но тем не менее сохраняемые в популяции в качестве резерва изменчивости. Таким образом, каждая популяция может быть охарактеризована по степени ее генетической оригинальности в системе местного генофонда.

Принцип расчета коэффициента генетической оригинальности популяции продемонстрирован на примере выборки из 80 сорнополевых и дикорастущих популяций, а также местных возделываемых сортов *V.sativa*, собранных из Поволжья и Волго-Вятского региона. 59 AFLP-фрагмента оказались полиморфными в данной выборке. Для каждого из AFLP-фрагментов был рассчитан «вес» его присутствия (1) и отсутствия (0) у каждого образца, на основании частоты встречаемости фрагмента в изучаемой выборке (табл. 1). Далее, исходная матрица присутствия-отсутствия AFLP-фрагментов в образцах была замещена матрицей соотвествующих «взвешенных» значений. На конечном этапе «веса» всех AFLP-фрагментов были суммированы для каждой популяции, полученная сумма разделена на общее число проанализированных AFLP-фрагментов. В результате, каждой популяции был присужден индекс, коэффициэнт генетической оригинальности (КГО), отражающий усредненное значение весов присутствия всех AFLP-фрагментов, полиморфных в данной выборке (табл. 1: столбец, выделенный жирным шрифтом). Следующая задача заключалась в том, чтобы оценить, какие именно значения КГО могут считаться достоверно низкими или, наоборот, высокими для данной выборки, другими словами, как классифицировать популяции в соответствии с их КГО.

Полученные для 80 популяций значения КГО подчинялись логнормальному распределению. Отсюда следует, что их логарифмы распределены приближенно нормально. В соответствии со свойствами нормального распределения, значения КГО, которые группируются вокруг средней арифметической в интервале одного среднеквадратического отклонения, присущи образцам, сочетающим редкие и часто встречающиеся аллели в пропорции, характерной для 68% наблюдений. Более высокие значения КГО отражают повышенное присутствие редких аллелей. Соответственно, минимальные значения КГО имеют образцы, в которых редкие аллели практически не встречаются. Наиболее важными параметрами выборки, в контексте задач нашего анализа, являются параметры дисперсии наблюдений: минимум, максимум, 25-й и 75-й процентили, а также 5-й и 95-й процентили, представляющие собой крайние точки данных. С помощью этих параметров, всю выборку 80 значений КГО, на основании распределения их логарифмов, можно подразделить на 5 интервалов, отражающих последовательное увеличение доли редких аллелей в образцах: 1) минимум – 5-й процентиль; 2) 5-й – 25-й процентиль; 3) 25-й – 75-й процентиль; 4) 75-й – 95-й процентиль; 5) 95-й – максимум. Это дает возможность оперировать не абсолютными значениями коэффициентов оригинальности, а их оценкой по 5-бальной шкале, так как это принято в дескрипторах оценочных баз данных коллекций генных банков для многих признаков (Международный.., 1985).

Наибольший интерес представляют популяции двух крайних интервалов. Популяции первого интервала практически не содержат редких аллелей. Такие популяции можно рассматривать в качестве наиболее типичных для региона образцов, представляющих собой базовый генофонд. В коллекциях генных банков эти образцы заслуживают особого внимания при создании так называемых «стержневых» коллекций (core-collection). Особый интерес представляют также популяции с максимальными значениями КГО, попадающие в пятый интервал, содержащие наибольшее число редких, нетипичных для региона аллелей. Предложенный

метод может быть осуществлен с привлечением любого типа молекулярных маркеров; практическим результатом его применения является классификация внутривидового разнообразия, сохраняемого в коллекциях генбанков по 5-бальной шкале, которая может быть отражена в дескрипторах паспортных баз данных и использована для оптимизации работы с коллекцией.

Литература

Международный классификатор СЭВ вида *Vicia sativa* L. Л., 1985. 48 с.

Смирнов Е.С. Таксономический анализ. М., 1969. 187 с.

Смирнов Е.С. О кодировании признаков для таксономического анализа // Журн. общ. биол. 1971. Т.32. № 2. С. 224–228.

Dice L.R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species // Ecology.1945. V. 26. P. 297–302.

Jaccard P. Nouvelles rescherches sur la distribution florale // Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 1908. V. 44. P. 223–270

Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.

Nei M., Li W.H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases// Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. V. 76 P. 5269–5273.

Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical Taxonomy. San Francisco, 1963. 573 p.

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ВИДОВ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ В 2006 – 2008 ГГ.

Пробатова Н.С.[1], Рудыка Э.Г.[1] Кожевникова З.В.[1], Кожевников А.Е.[1], Баркалов В.Ю.[1], Шатохина А.В.[2], Чепинога В.В.[3], Гнутиков А.А.[3], Селедец В.П.[4]

[1]Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
[2]Благовещенск, Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН,
[3]Иркутск, АНО «Байкальский исследовательский центр», Иркутский госуниверситет,
[4]Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН

В 2006–2008 гг. проводятся дальнейшие кариологические исследования флоры Дальневосточного региона России (преимущественно – южной половины: Амурской и Еврейской автономной областей, Хабаровского и Приморского краев, Сахалинской обл.), они являются продолжением многолетнего изучения чисел хромосом флоры российского Дальнего Востока (РДВ) в Лаборатории высших растений БПИ ДВО РАН. С этого же времени начался, по-существу, и новый этап кариологических исследований флоры Байкальской Сибири (Республика Бурятия, Иркутская и Читинская области), возобновившихся, после длительного перерыва. Ранее в нашей группе были подготовлены кадры для педагогических и научно-исследовательских учреждений РДВ и Восточной Сибири (гг. Уссурийск, Хабаровск, Благовещенск, Иркутск).

Числа хромосом нами исследуются с наибольшим охватом таксономического разнообразия флоры регионов. В указанный период продолжались накопление нового материала по числам хромосом, учет опубликованных данных; изучение распределения чисел хромосом и уровней плоидности у видов в различных таксономических, эколого-биологических и хорологических группах (кариотаксономический и кариогеографический анализы). Полученные числа хромосом аннотируются, сообщаются сведения об ареалах исследованных видов, эндемизме, составляются эколого-фитоценотические характеристики, а числа хромосом оцениваются в свете имеющихся литературных данных.

Нами и коллегами в этот период публиковались как оригинальные данные по числам хромосом флоры РДВ, так и материалы обзорного или аналитического характера.

В 2006–2008 гг. были опубликованы в наших статьях первые данные по числам хромосом для следующих видов:

Bothriospermum tenellum, *Delphinium korshinskyanum*, *Geranium orientale*, *Poa arsenjevii*, *Polygonum liaotungense*, *Potentilla amurensis, Primula fistulosa*, *Rorippa cantoniensis*, *Rumex amurensis*, *Saxifraga serotina, Scrophularia amgunensis*, *Symphyllocarpus exilis*, *Tripleurospermum limosum*, *Truellum hastatosagittatum* – из российской части бассейна Амура и из Приморья (Пробатова, Рудыка, Шатохина и др., 2006);

Cerastium furcatum, *Chenopodium bryoniifolium*, *Ch. vachelii*, *Cleistogenes hancei*, *Leontopodium leontopodioides*, *Mazus stachydifolius*, *Papaver sokolovskajae*, *Parietaria micrantha*, *Polygonum fusco-ochreatum*, *Potentilla rupifraga*, *Suaeda glauca*, *Swertia veratroides* – из Приморского края, Приамурья и Магаданской обл. (Пробатова, Рудыка, Павлова и др., 2006);

Carex ussuriensis, *Caulinia tenuissima*, *Dianthus woroschilovii*, *Dysophylla yatabeana*, *Heteropappus meyendorffii*, *Hierochloë helenae*, *Linaria melampyroides*, *Lycopus hirtellus*, *Minuartia laricina*, *Neottia papilligera*, *Neoussuria olgae*, *Potentilla rugulosa, Pulsatilla archarensis*, *Ranunculus turczaninovii*, *Rhamnus ussuriensis*,

Scutellaria dependens, *S. krasevii*, *S. ternejica* – из заповедников Приморского края и Приамурья (Пробатова, Рудыка, Баркалов и др., 2006);

Arabis japonica, *Artemisia punctigera, Calamagrostis urelytra, Callianthemum sachalinense, Cerastium sugawarae, Dianthus sachalinensis, Lonicera tolmatchevii, Melandrium sachalinense, Myosotis sachalinensis, Oxytropis austrosachalinensis, O. helenae, O. sachalinensis, Polemonium schizanthum, Ranunculus hultenii, Rubus pseudochamaemorus, Scrophularia grayana*, *Senecio dubitabilis* – с Сахалина, о-ва Монерон и Курильских островов (Probatova, Barkalov, Rudyka et al., 2006);

Aconitum saxatile, *Allium prokhanovii*, *Cardamine lyrata*, *C. manshurica, Chrysanthemum sichotense*, *Enemion raddeanum, Festuca blepharogyna, Gagea pauciflora, Inula linariifolia*, *Rhaponticum satzyperovii*, *Saussurea vyschinii*, *Teucrium ussuriense*, *Viola diamantiaca* – из Приморского края и Читинской обл. (Пробатова, Рудыка, Кожевников и др., 2007);

Astragalus sericeocanus, *Bromopsis korotkiji*, *Deschampsia altaica*, *D. turczaninowii*, *Dimorphostemon pectinatus*, *Puccinella interior*, *Sparganium rothertii* – из Байкальской Сибири (Пробатова, Гнутиков, Рудыка и др., 2008).

Кроме того, для целого ряда видов были установлены новые (не известные ранее) числа хромосом. Многие виды были исследованы впервые на территории Российской Федерации (РФ) или российского Дальнего Востока.

Особое внимание уделялось видам редким и эндемичным (для многих из них числа хромосом еще не были известны). Так, был исследован эндем Восточного Саяна *Poa ircutica,* опушечно-лесной и горнолуговой вид, малоизвестный (во всех отношениях), вид неясного систематического положения и родства, а также – эндем побережья Байкала *Deschampsia turczaninowii*. Впервые число хромосом установлено у редчайшего «краснокнижного» злака с высокогорий Сихотэ-Алиня *Festuca blepharogyna* из подрода *Leucopoa*, виды которого представлены преимущественно в горных системах Азии. Для другого «краснокнижного» вида злака, оригинального гидрофильного однолетника -эфемера *Dimeria neglecta* подтверждено (впервые – на континентальном побережье Приморского края) диплоидное число хромосом 2n=14, нехарактерное для трибы сорговых *Andropogoneae*. Впервые в науке установлены числа хромосом для двух эндемичных видов камнеломки: один – из бассейна р. Буреи (*Saxifraga korshinskii*, 2n = 20), откуда был также исследован эндемичный вид одуванчика *Taraxacum lineare* (2n = 24), а другой – из Норского заповедника, с р. Селемджи, бассейн р. Зеи (*S. selemdzhensis*, 2n = 26) (Шатохина, 2007).

В рассматриваемый период была издана первая книга из серии, посвященной кариологии флоры отдельных субрегионов РДВ: «Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, кариотаксономические и фитогеографические комментарии» (Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007). Это – полный свод и обобщение результатов всего периода изучения чисел хромосом флоры Сахалина, Монерона и Курильских островов. Основная часть книги отведена Аннотированному конспекту из 536 видов, исследованных на местном материале, он включает для каждого вида числа хромосом, эколого-географическую характеристику, ареалы и распространение на Сахалине и Курильских островах; для многих видов даны кариотаксономические и фитогеографические комментарии. Исследование флоры островной области продолжается.

Изучение хромосомных чисел у видов синантропной флоры, включающей адвентивные, или инвазивные, виды и апофиты (виды местной флоры), было предпринято нами в плане кариологического изучения сосудистой флоры РДВ, с ее последующим анализом (Пробатова, 2007а). На РДВ исследованы числа хромосом у 411 синантропных видов, наибольшее количество видов исследованы в семействе злаков *Poaceae* (84 вида); вместе с *Asteraceae*, это наиболее крупные семейства флоры РДВ. Для более 55% видов синантропных видов злаков на РДВ ныне имеются данные по числам хромосом на региональном материале.

Первые (разрозненные) сведения о хромосомных числах сосудистых растений Амурской области (АО), которая расположена преимущественно в верхней части бассейна Амура, появились в начале 1970-х гг.; целенаправленно же флору АО стали изучать в кариологическом отношении лишь в последнее время. Территория АО «исчерчена» границами ареалов многих видов растений. Изученность флоры АО ныне составляет до 300 видов с числами хромосом, определенными на местном материале, и по этому показателю она сопоставима с флорой Курильских островов. Наибольшее количество определений чисел хромосом в АО относятся, в первую очередь, к крупнейшему семейству злаков *Poaceae*, а также к *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae* (Шатохина, 2006, 2007; Пробатова, Шатохина, Рудыка, 2007). В целом же для флоры бассейна Амура (российская часть) ныне имеются данные по числам хромосом для более чем 500 видов сосудистых растений. Степень кариологической изученности флоры в бассейне Амура сопоставима с Сахалином и Курилами, взятыми вместе.

Для многоаспектного анализа кариологических данных, который мы понимаем как проведение анализа чисел хромосом в плане таксономических и филогенетических отношений видов и групп, биогеографии, дифференциации и эволюции таксонов в избранных (модельных) семействах (прежде всего – *Poaceae*), выявления эволюционных тенденций в различных группах флоры, выявления кариологического полиморфизма от-

дельных таксонов, нами был взят – в качестве модельного региона – российский Дальний Восток, где флора представляется наиболее изученной в кариологическом отношении. Этой части нашего исследования посвящена статья « Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России» (Пробатова, 2007б). Ныне данные по числам хромосом с территории российского Дальнего Востока (РДВ) имеются для 352 видов злаков, что составляет около 76% от общего числа видов злаков флоры РДВ. Еще около 50 видов злаков были исследованы в кариологическом отношении за пределами РДВ. Однако у 67 видов злаков флоры РДВ числа хромосом пока не известны науке. В упомянутой работе показаны филогенетические отношения у представителей крупных родов злаков РДВ и основные направления их эволюции. Преобладающей тенденцией у злаков выступает полиплоидизация, и чаще всего – при x=7, которая характерна для всех прогрессирущих родов в этом регионе. Показано значение гибридогенеза в эволюции агростофлоры РДВ. Опубликован аннотированный конспект видов злаков РДВ, с числами хромосом (по субрегионам) и номерами исследованных образцов (что дает представление о степени изученности каждого вида), для еще не исследованных на РДВ видов приведены ожидаемые значения чисел хромосом.

Ныне нами подготовлены к публикации новые определения чисел хромосом с Дальнего Востока и Восточной Сибири, в том числе для ряда редких и слабо изученных видов, а также некоторых сорных и ушедших из культуры; впервые числа хромосом установлены у целого ряда таксонов, среди них – *Agrostis pauzhetica*, *Calamagrostis x andrejewii, Cardamine sachalinensis, Chimaphila japonica, Elymus franchetii, Eragrostis imberbis, Leymus littoralis*, *Minuartia barkalovii, Oxytropis calcareorum, Persicaria extremiorientalis, Poa golubii*, *P. pruinosa, P. sabulosa, Popoviocodonia stenocarpa, Potentilla discolor, Ranunculus pseudograndis, Rhinanthus aestivalis, Silene macrostyla, Siphonostegia chinensis, Symplocarpus egorovii*, *Tephroseris gurensis.*

В Лаборатории высших растений завершается подготовка справочного издания по числам хромосом сосудистой флоры РДВ, полученным в нашем регионе за последние более чем 20 лет, на английском языке («*Index to vascular plant chromosome numbers from the Far East of Russia, 1987 – 2008*»).

Работа выполняется при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований: проекты №№ 04-04-49750, 05-05-64061, 07-04-00610.

Литература

Пробатова Н.С. Числа хромосом как источник информации при изучении синантропной флоры (на примере российского Дальнего Востока) // Синантропизация растений и животных (Матер. Всеросс. конф. с международн. участием: Иркутск, 21–25 мая 2007 г.). Иркутск: Изд-во Института географии СО РАН им. В.Б. Сочавы. 2007а. С. 22–25.

Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Вып. 55. Владивосток: Дальнаука, 2007б. С. 9–103.

Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.

Пробатова Н. С., Гнутиков А. А., Рудыка Э. Г., Чепинога В. В. Числа хромосом видов растений из Байкальской Сибири // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 162–181.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Баркалов В. Ю., Нестерова И. А., Кудрин С. Г., Чубарь Е. А. Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 7. С. 1117–1134.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В., Прокопенко С. В., Баркалов В. Ю. Числа хромосом видов растений из Читинской области и Приморского края // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 8. С. 1255–1273.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Павлова Н. С., Верхолат В. П., Нечаев В. А. Числа хромосом видов растений из Приморского края, Приамурья и Магаданской области // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 491 – 509.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В. Прогресс в изучении чисел хромосом сосудистой флоры Российского Дальнего Востока в 2000–2006 гг. // Растения в муссонном климате. IV. Матер. Четвертой международн. конфер. «Растения в муссонном климате». (Владивосток, 10 -13 октября 2006 г.). Ред. С.Б. Гончарова. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. С. 11–29.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шатохина А. В., Баркалов В. Ю., Крюкова М. В., Цыренова Д. Ю. Числа хромосом видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 5. С. 785– 804.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Кариологическое изучение флоры Амурской области. Семейство *Poaceae* // Матер. VIII Дальневост. конфер. по заповедному делу (Благовещенск, 1–4 октября 2007 г.). Т. II. Благовещенск: Изд-во БГПУ, 2007. С. 5 –11.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых представителей флоры Амурской области // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 487–490.

Шатохина А. В. Числа хромосом некоторых редких для Амурской области видов сосудистых растений // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 7. С. 1082 –1086.

Probatova N. S., Barkalov V. Yu., Rudyka E. G., Pavlova N. S. Further chromosome studies on vascular plant species from Sakhalin, Moneron and Kurile Islands // Biodiversity and Biogeography of the Kuril Islands and Sakhalin / Ed. H. Takahashi and M. Ohara. Vol. 2. Hokkaido University Museum, Japan. 2006. P. 93–110.

РОД *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*) В РОССИИ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ: РЕВИЗИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ КАРИОСИСТЕМАТИКИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ СИСТЕМАТИКИ

Пунина Е.О., Мачс Э.М., Мордак Е.В., Мякошина Ю.А., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Дикорастущие виды пионов издавна вызывали и продолжают вызывать большой интерес у ботаников и садоводов. По сведениям разных авторов во флоре России и сопредельных территорий (республики бывшего СССР) насчитывается от 6 до 18 видов пионов (в России – от 5 до12). Все виды *Paeonia* вследствие своей декоративной и лекарственной ценности являются крайне уязвимыми и нуждаются в охране. Популяции большинства видов пионов очень редки и, как правило, малочисленны. В Красную Книгу России занесено только 7 видов, что на наш взгляд связано с недостаточной изученностью рода и отсутствием надежных морфологических характеристик для разграничения видов. Мы провели ревизию видового состава представителей этого рода в России и на сопредельных территориях с привлечением методов кариосистематики и молекулярной систематики, что позволило нам уточнить видовой состав рода, его систематику, степень родства ряда видов и некоторые особенности их эволюции.

Мы исследовали гербарный материал, хранящийся в Гербариях: LE, WIR, MW, MHA, TBI, W, KBAI, Кавказского государственного заповедника (г. Майкоп), Тебердинского государственного биосферного заповедника (пос. Теберда), а также провели наблюдения за растениями в природе и в живых коллекциях Ботанических садов Санкт-Петербурга, Москвы, Тбилиси, Новосибирска, Барнаула и Перкальского арборетума (ПА) (г. Пятигорск).

Очевидно, что в гербарии при сушке и длительном хранении образцов многие виды пионов не сохраняют все свои признаки. В частности, у видов с беловатыми, кремовыми и желтыми цветками окраска лепестков становится однообразно желто-бурой. Изменяются при гербаризации также некоторые признаки листьев. Все это является основным источником трудностей и приводит разных исследователей к противоречивым выводам.

Для молекулярно-филогенетического исследования представителей видов рода *Paeonia* L. были секвенированы районы ITS1-5.8S rDNA-ITS2 и осуществлен их сравнительный анализ. Исследованы 27 образцов, собранных как в природе, так и в живых коллекциях ботанических садов БИН РАН (Санкт-Петербург), ЦСБС РАН (Новосибирск), ПА (Пятигорск). 3 образца были взяты из гербарной коллекции MHA. Последовательности ДНК ITS1-5.8S rDNA-ITS2 у *P. tomentosa*, *P. oreogeton*, *P. daurica*, *P. caucasica*, *P. anomala*, *P. anomala* x *P. tenuifolia*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii, P.* x *litvinskajae* секвенированы нами впервые. Проанализированы также данные, взятые из GeneBank.

Показано, что ITS-последовательности всех видов рода *Paeonia* очень сходны между собой, различаясь лишь относительно небольшим количеством замен, так что p-расстояние между самыми несхожими видами не превышает 3,1%. Выравнивание последовательностей не представляет никаких трудностей, т.к. у всех видов, практически отсутствуют индели (вставки и утраты нуклеотидов). Последовательности ITS1-5.8S rDNA-ITS2, относящиеся к разным экземплярам одного вида, взятым из разных географических точек, идентичны или отличаются не более чем по 1–2 нуклеотидным заменам

Используя программу MEGA3.1, при помощи различных методов мы построили ряд филогенетических деревьев, включив в анализ также последовательности ДНК из GeneBank (рис.1). Модели филогенетических деревьев, построенные методами «минимальной эволюции» (ME), «максимальной парсимонии» (MP) и «ближайшего соседа» (NJ) не имели принципиальных топологических различий. Три основные клады совпадают с традиционным делением рода *Paeonia* на 3 секции (Stern, 1946): Moutan DC, Paeon DC и Onaepia Lind.. Клада, соответствующая секции Paeon, разделяется на две примерно равные по количеству видов субклады. В одну из них входят такие виды флоры России как *P. anomala, P. hybrida, P. lactiflora, P. tenuifolia, P. arietina*. Эта субклада с высокой поддержкой бутстрэп-индекса также может быть разделена на две: группы *P. anomala-P. lactiflora* и *P. hybrida-P. tenuifolia-P. arietina*. Другая субклада, включающая все остальные виды, достаточно однородна и выделение внутри нее каких-либо достоверных родственных групп оказалось весьма затруднительно.

При визуальном анализе выровненных последовательностей ДНК можно видеть, что последовательности целого ряда видов в определенных позициях имеют довольно много двузначно читаемых нуклеотидов, так называемых полиморфных сайтов (PS). Эта особенность района ДНК ITS1-5.8S rDNA-ITS2 у пионов ранее была отмечена также в работе Sang et al. (1995). Принято считать, что многократно повторенные в геноме последовательности ДНК (к каковым относится и данный район) изменяются по принципам так называемой «концертной эволюции», которая приводит к гомогенизации этих последовательностей. Однако у гибридогенных видов эта закономерность может быть нарушена, и в гибридных геномах сохраняются оба пула повторяющихся последовательностей, свойственных родительским видам. Как предположили Sang et al. (1995), эта ситуация проявляется как раз у пионов, и анализ встречаемости PS у разных видов позволил этим авторам предложить схему сетчатой эволюции в роде *Paeonia*, когда кроме процессов дивергенции видов, большое значение имеют процессы последующей межвидовой гибридизации.

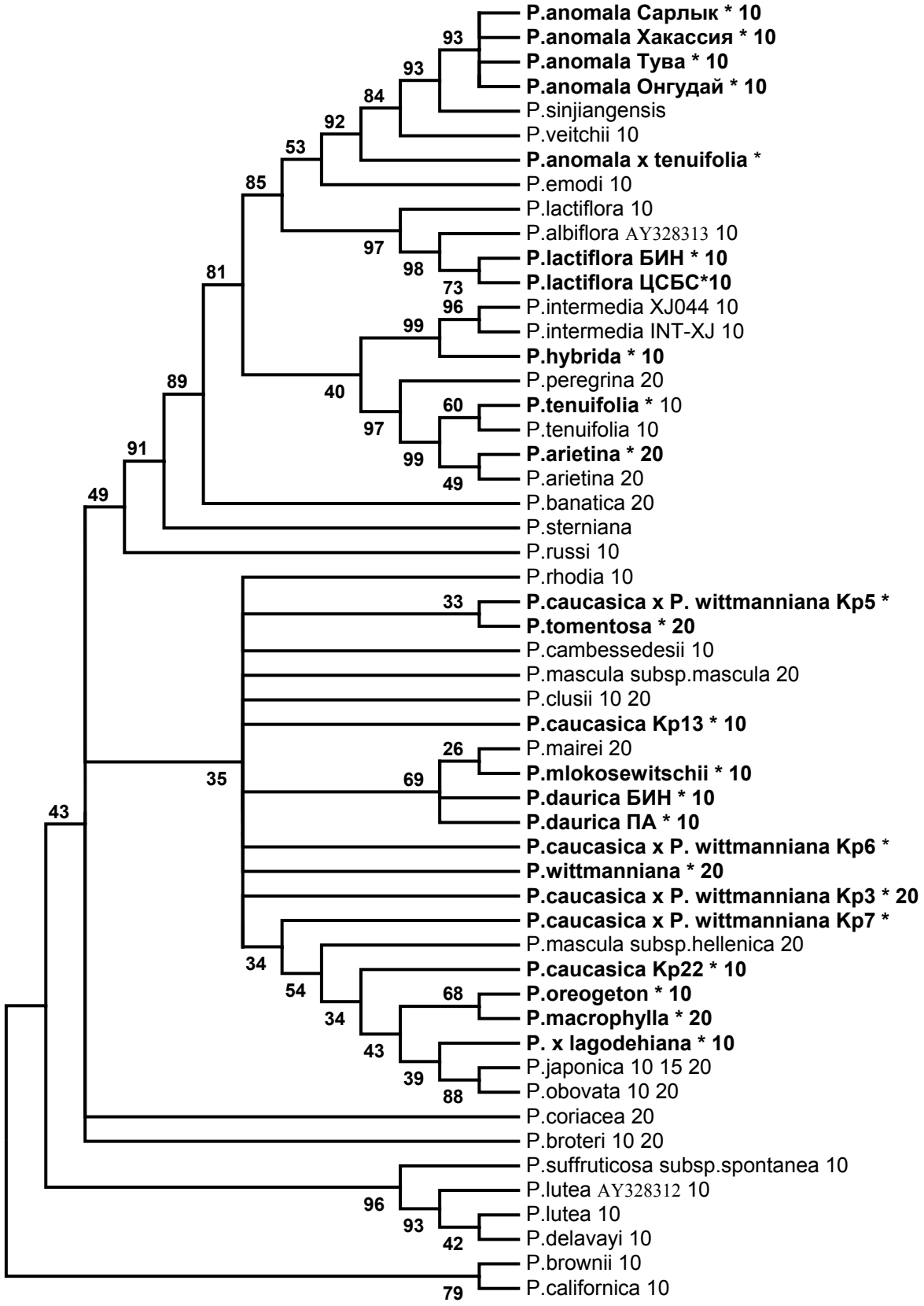


Рис. 1. Филогенетическое древо видов рода Paeonia, построенное методом NJ («ближайшего соседа»).
Виды, последовательности которых секвенированы нами, обозначены * и жирным шрифтом. После названия вида указано его хромосомное число.

Sang et al. (1995) предположили, что виды с минимальным количеством PS имеют геномы, возникшие только в результате дивергенции, в то время как геномы других видов произошли в результате разных вариантов межвидовой гибридизации предыдущих. Интересно, что это разделение, как было бы логично ожидать, не совпадает с разделением на диплоидные и тераплоидные виды. Тем не менее, гипотезу Sang et al. (1995) можно признать верной, и это наиболее ярко иллюстрирует анализ секвенированной нами последовательности межвидового гибрида *P. anomala* x *P. tenuifolia*. В этом случае в 11 из 13 вариабельных позиций, где последовательности *P. anomala* и *P. tenuifolia* имеют различные, но однозначно читаемые нуклеотиды, последовательность ДНК гибрида демонстрирует диморфные нуклеотиды. Один из таких локусов приходится даже на консервативный район гена 5.8S rDNA. Следуя гипотезе Sang et al. (1995), мы можем полагать, что такие диплоидные виды флоры России и сопредельных территорий, как *P. albiflora, P. anomala, P. tenuifolia, P. hybrida, P. daurica P. mlokosewitschii* и *P. obovata* произошли в результате дивергенции, в то время как формирование диплоидов *P. caucasica* и *P. oreogeton* сопровождалось процессами межвидовой гибридизации.

Дополнительно мы провели кариологическое и молекулярно-цитогенетическое изучение некоторых представителей рода *Paeonia*, которое показало, что рисунок дифференциальной исчерченности хромосом пионов, выявляемый С-методом, весьма однообразный (Пунина, 1989). При помощи окрашивания нуклеотидспецифичными флуорохромами исследован нуклеотидный состав гетерохроматиновых сегментов хромосом. Показано, что хромосомы пионов несут три типа гетерохроматиновых сегментов: 1) АТ-обогащенные сегменты, выявляющиеся либо после применения контрастирующего агента Актиномицина D и длительного (более 1–2 мес.) хранения цитологических препаратов, либо после денатурации и последующей ренатурации препаратов, осуществляемых в ходе процедур при *in situ* гибридизации. Эти сегменты за редким исключением локализованы в прицентромерных районах большинства хромосомных пар. Межвидовые различия выражены слабо и проявляются только в размерах этих сегментов. 2) GC-обогащенные сегменты, сопряженные с районами ядрышковых организаторов (NOR). Выявляются в районах NOR в прителомерных и спутничных районах многих хромосом. Межвидовые различия выражены в количестве и хромосомной локализации этих сегментов. 3) GC-обогащенные сегменты, не сопряженные с NOR. Изредка выявляются в интекалярных районах на отдельных парах хромосом у некоторых видов. Сравнение рисунков хромосомной исчерченности, полученных методом С-окрашивания и окрашивания нуклеотидспецифичными флуорохромами показывает, что нуклеотидспецифичные флуорохромы не выявляют каких-либо дополнительных гетерохроматиновых сегментов хромосом.

В качестве других хромосомных маркеров мы использовали гены 5S и 45S рРНК, которые были картированы методом in situ гибридизации (FISH) на хромосомах *P. lactiflora*, *P. anomala* и *P. hybrida*. Показано, что кариотипы всех трех видов хорошо различаются по количеству и локализации кластеров генов 45S и особенно 5S рРНК. Так, у *P. lactiflora* выявляется 2 кластера 5S рРНК на коротком плече 2-й пары хромосом, у *P. anomala* – 4 кластера также на коротком плече 2-й пары, а у *P. hybrida* – 3 кластера, 2 из которых расположены на коротком плече 2-й пары, а 1 – на коротком плече 4-й пары хромосом. Таким образом, картирование генов 5S и 45S рРНК является наиболее надежным инструментом для изучения эволюционных преобразований кариотипов у видов рода *Paeonia*.

В результате комплексного морфологического, кариосистематического и молекулярно-систематического исследования нами установлено, что род *Paeonia* на территории России представлен 12 видами (*P. lactiflora* Pall. (= *P. albiflora* Pall), *P. anomala* L., *P. tenuifolia* L., *P. hybrida* Pall. (= P. *intermedia* C.A.M.), *P. arietina* G. Anderson, *P. mlokosewitschii* Lomak., *P. caucasica* (Schipcz.) Schipcz., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., *P. macrophylla* (Albov) Lomak., *P. oreogeton* S. Moore, *P. obovata* Maxim., *P. japonica* Miyabe et Takeda) и одним межвидовым гибридом *Paeonia* x *litvinskajae* Mordak et Punina nothosp. nov. (*P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. x *P. caucasica* (Schipcz.) Schipcz.).

Для сопредельных территорий мы указываем еще два вида (*P. daurica* Jacks., Крым и *P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch (Азербайджан, Талыш) и три межвидовых гибрида (*P.* x *chamaeleon* Troitz. (= *P. x lagodechiana* Kem.-Nath., *P. mlokosewitschii* Lomak. x *P. caucasica* (Schipcz.) Schipcz., Грузия), *P.* x *majko* Ketzch. (*P. tenuifolia* L. x *P. caucasia* (Schipcz.) Schipcz., Грузия) и *P.* x *saundersii* Stebb.(*P. tenuifolia* L. x *P. daurica* Andr., Крым).

Мы предлагаем дополнительно внести в Красную книгу России такие редкие виды как *P. arietina* G. Anderson, *P. mlokosewitschii* Lomak. и *P. macrophylla* (Albov) Lomak, которые впервые выявлены нами на территории России.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №05-04-48184 и 06-04-48399, и Программы «Динамика генофондов».

Литература

Пунина Е.О. Кариологическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* L. (*Paeoniaceae*) при помощи дифференциального окрашивания хромосом методом Гимза // Ботан. журн. 1989б. Т. 74. № 3. С. 332−339.

Sang T, Crawford DJ, Stuessy TF. Documentation of reticulate evolution in peonies (Paeonia) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution // Proc Nat. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92. P. 6813–6817.

Stern F.C. A study of genus *Paeonia*. London, 1946, 246 p.

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ В ТРИБЕ *PHALARIDEAE*

Райко М.П., Глускер Г.М., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, plantcaryo@gmail.com

Целью нашего исследования было изучение изменчивости последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) генов 45S рРНК, генов 5.8S рРНК и вторичной структуры их транскриптов для выяснения филогенетических отношений *Anthoxanthum, Hierochloe* и *Phalaris* и определения их положения в семействе Poaceae.

Основные объекты нашего исследования – представители родов *Anthoxanthum*, *Hierochloe* и *Phalaris* – встречаются практически во всех умеренных и суб(ант)арктических областях земного шара. В недавнем прошлом их было принято относить к трибе *Канареечниковые – Phalarideae* Kunth *(Цвелев, 1976*) сем. *Злаки (Poaceae)*. Однако в последнее время некоторые систематики предлагают не выделять как таковую трибу Канареечниковые, а объединить ее с *Aveneae*. Другие относят вышеупомянутые рода к трибам *Agrosteae* A. Br. (Рожевиц, 1946), *Phleeae* Dum. (Федоров и др., 1974) или *Poeae* R.Br. (Grass Phylogeny Working Group, 2001).

В ряде работ (Schouten, Veldkamp, 1985, Soreng 2003) высказывалось предположение о необходимости объединения *Hierochloe* и *Anthoxanthum* в один род, так как признаки, используемые для разделения этих родов (тип развития двух нижних цветков) в ряде обработок имеют промежуточные состояния, и описано большое количество промежуточных форм. Попытки использовать в качестве абсолютного критерия основное хромосомное число не привели к успеху, так как были обнаружены виды, морфологически относящиеся к *Anthoxanthum*, но имеющие ОХЧ 7 (*Hierochloe davidsei* , 2n=56, Pohl, 1972). К тому же это достаточно трудоемкий метод, так как семена зубровки имеют очень низкую фертильность.

В ходе работы нами впервые были определены последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) и генов 5.8S рРНК ряда видов *Hierochloe*, *Anthoxanthum* и *Phalaris*, встречающихся на территории России. При анализе данных и построении филогенетических деревьев использовались также ITS-последовательности других представителей *Poaceae*, взятых из базы данных GenBank.

Было показано, что последовательности ITS *A. alpinum* и *A. odoratum* практически не различаются – p-расстояния по ITS1 и ITS2. между *A. alpinum* и *A. odoratum* не превышали 1,1%. Межвидовые отличия последовательностей ITS1 и ITS2 в роде *Hierochloe* варьировали от 1.4% (при сравнении *H. novae-zelandiae* и *H. equiseta*) до 4.5% (между *H. fusca* и *H. equiseta*). Отличие последовательностей новозеландских и алтайских видов *Hierochloe* при попарном сравнении составляло 1.9 – 3.0%.

Интересно, что новозеландский вид *Hierochloe fusca* оказался наиболее близок не к другим новозеландским видам (*H. novae-zelandiae* и *H. equiseta*) а к видам *H. alpina* (встречающейся только в Северном полушарии) и *H. bungeana* (Сибирь, Дальний Восток).

Анализ 5.8S рРНК показал, что от большинства исследованных *Aveneae Anthoxanthum* отличается 5 нуклеотидными заменами в вариабельном участке 5.8S рРНК, а *Hierochloe* – 3-мя заменами, две из которых общие для представителей этих двух родов. Таким образом, если отталкиваться от последовательностей 5.8S рРНК, для объединения Пахучеколосниковых с Овсовыми нет оснований, нуклеотидный состав их 5.8S рРНК ближе к Мятликовым. В тоже время, исследованные виды *Anthoxhantum* и *Hierochloe* определенно отличались по последовательностям этого медленно изменяющегося гена.

Филогенетические деревья были построены методами объединения ближайших соседей (neighbor-joining) и минимальной эволюции с помощью пакета программ MEGA 3.1 (Kumar et al., 2003). На всех деревьях виды, относящиеся к *Hierochloe* и *Anthoxanthum,* располагаются в одной группе с бутстэп-индексом 100. Представители рода *Phalaris – P. canariensis* и *P. Truncata* – группируются с представителями других триб – чаще всего с родом *Briza* (триба *Мятликовые*). p-расстояния между исследованными *Anthoxanthinae* и *Phalarinae* по участкам ITS1 и ITS2 составили от 15 до 21%, что указывает на целесообразность отнесения их к разным трибам.

При сравнительном анализе нуклеотидных последовательностей *Anthoxanthum* и *Hierochloe* в кластере ITS1-5,8S рРНК-ITS2 были обнаружены 20 позиций, нуклеотидные замены в которых можно использовать в качестве генетических маркеров рода, наряду с основным хромосомным числом. Так, вид с неоднозначной морфологией *H. equiseta* Zotov, напоминающий *Hierochloe*, но с остистыми нижними цветковыми чешуями и женским верхним цветком с двумя редуцированными пыльниками, по обнаруженным позициям однозначно

относится к *Hierochloe*. Полученные данные свидетельствуют о целесообразности разделения этих родов, и позволяют решить вопросы систематики видов *Anthoxanthum* и *Hierochloe* со спорной морфологией.

Работа финансировалась из средств гранта РФФИ 06-04-48399 и программой «Динамика генофондов».

Литература

Рожевиц Р.Ю. Система злаков в связи с их эволюцией // Сб. науч. работ, выполненных за три года Великой Отечественной Войны 1941 – 1943. Л., 1946. С. 25 – 40.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л 1976.

Цвелев Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб, 2000.

Clayton W.D., Renvoize S.A. Genera Graminum. Grasses of the World // Kew Bull. Additional Series 13. 1986. HMSO, London.

Grass Phylogeny Working Group / Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*) // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2001. Vol. 88. P. 373–430.

Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment // Briefings in Bioinformatics. 2004. Vol. 5. P. 150–163.

Pohl, R. W.. New taxa of *Hierochloe*, *Pariana*, and *Triplasis* from Costa Rica // Iowa State J. Res. 1972 47: 71–78

Schouten, Y., J. Veldkamp F.. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloe* (Gramineae) in Malesia and Thailand // Blumea 1985. 30:319–351

Watson L., Dallwitz M.J. The Grass genera of the World // CAB International. Wallingford. UK. 1992.

СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА PINUS L. (PINACEAE ADANS.) НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН

Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Мишанова Е.В.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, chemosyst@list.ru

Род Pinus L., крупнейший в сем. Pinaceae Adans., включает более 110 видов, широко распространенных в умеренной зоне и в горных областях субтропической зоны северного полушария. Как отмечают многие исследователи (Козубов, Муратова, 1986; Орлова, 2000 и др.), пожалуй, ни один род голосеменных не подвергался столь детальному таксономическому изучению и столь многочисленным ревизиям, как род Pinus. Однако в систематике и филогении рода Pinus остается много нерешенных вопросов. Так, в системе Critchfield, Little (1971) в роде Pinus принято три подрода: Strobus, Pinus, Ducampopinus. Вместе с тем, по мнению ряда авторов (Арефьева и др, 2000) следует признать родовой статус Strobus и Pinus. Остается нерешенным вопрос о систематическом статусе монотипного подрода Ducampopinus. На основании особенностей строения хвои его родовой статус был признан Тахтаджяном (1956), Бобровым (1983), Орловой, Аверьяновым (2004). Другие исследователи (Critchfield, Little, 1971; Frankis, 1988) не подтверждают самостоятельности этого рода. По данным изучения рибосомальной ДНК (последовательность ITS) Pinus krempfii располагается внутри секции Strobus, по мтДНК вид кластеризуется с P. gerardiana (Zhang, Li, 2004). На биохимические признаки были исследованы 55 видов, представляющие все 3 подрода (по Critchfield, Little, 1971). Это 1 вид подрода Ducampopinus (P. krempfii), в подроде Pinus исследовано 3 вида секции Ternatae и 34 вида из секции Pinus. В подроде Strobus исследовали 14 видов секции Strobus и 3 вида секции Parrya. На электрофоретические свойства глобулинов семян исследовали 28 видов подрода Pinus и 18 видов подрода Strobus. Основная часть компонентов электрофоретического спектра глобулинов видов рода Pinus располагается в диапазоне молекулярных масс от 15 до 150 кДа. Характер спектра многокомпонентный, количество компонентов более 20. Для всех исследованных видов рода характерно наличие основного мощного компонента в области 19 кДа. В большинстве случаев, за исключением P. halepensis, P. pinaster (подрод Pinus, секц. Pinaster) и P.gerardiana (подрод Strobus, секц. Gerardianae) характерно также присутствие компонента 44 кДа. Разнообразие видов рода по электрофоретическому спектру глобулинов проявляется в основном за счет различий в группе компонентов 28–32 кДа и за счет присутствия или отсутствия минорных компонентов в различных частях спектра. На основании электрофоретических данных с помощью программы PAST ver.1.67 (Hammer et al., 2001) была построена дендрограмма методом ближайшего связывания NJ, дающая возможность комплексно оценить степень сходства между исследованными видами рода Pinus. Для анализа бинарных данных присутствия/отсутствия компонентов одинакового веса использовалась мера сходства Кульчинского (Hammer et al., 2001). За исключением P. halepensis, P. pinaster, P. massoniana большинство видов подрода Pinus располагаются в одном большом кластере. Второй большой кластер имеет более сложный состав. Здесь присутствуют представители подрода Strobus. Компактно расположены в этом кластере и очень близки P. taeda, P. sabiniana, P. patula (подрод Pinus). Еще один более отдаленный от двух больших кластеров, меньший по числу видов кластер, объединяет виды подрода Strobus: P. strobus, P. ayacahuite, P. strobiformis и P. parviflora (секция Strobus) и P.

bungeana (секция Parrya). По электрофоретическим данным самым удаленным в подроде Pinus являются P. massoniana, P. pinaster, P. halepensis. Самый обособленный вид в подроде Strobus – P. sibirica.

Для оценки филогенетических отношений в роде Pinus использован метод двойной имунодиффузии в геле агарозы в 2-х вариантах: на пластинках и крестом (модифицированный вариант, Арефьева и др., 2000). Для этой цели использовали две антисыворотки, полученные к альбумино-глобулиновой фракции белков семян P. sylvestris (подрод Pinus) и P. sibirica (подрод Strobus). Исследованы 43 вида рода из подродов Pinus и Strobus. Установлено, что виды подрода Pinus на антисыворотку к белкам P. sylvestris дают в основном гомологичную реакцию. Представители подрода Strobus на антисыворотку к P.sylvestris дают реакцию только частичной идентичности. Качество этих реакций резко отличается в худшую сторону от тех реакций частичной идентичности, которые дают некоторые представители подрода Pinus (P. massoniana, P. contorta, P. canariensis, P. ponderosa). Виды подрода Strobus на антисыворотку к белкам P.sibirica на пластинах дают мощную однокомпонентную реакцию, близкую к гомологичной. В реакциях модифицированным «крестом» обнаруживаются четкие различия между P. sibirica и остальными исследованными видами подрода Strobus, что проявляется в хорошо выраженной реакции частичной идентичности. Виды подрода Pinus в реакциях на пластинках и модифицированным «крестом» с антисывороткой P. sibirica (подрод Strobus), хотя и дают четко выраженные реакции частичной идентичности, но качественно отличаются от реакций видов, относящихся к подроду Strobus. Иммунохимические исследования, однозначно свидетельствуют о существенных различиях между подродами Pinus и Strobus. Следует также отметить, что P. sibirica иммунохимические не только резко отличается от исследованных видов подрода Pinus, но существенно отличается и от других видов подрода Strobus, за исключением вида P. parviflora.

Исследовали аминокислотный состав 30 видов из всех 3-х подродов Pinus (один вид из Ducampopinus, 15 – из подрода Pinus и 14 – из подрода Strobus). Из данных следует, что аминокислотный состав семян видов стабилен внутри секции и подродов, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициента вариации (V%), но четко различают подроды по этой характеристике по содержанию отдельных аминокислот. Так, содержание аргинина в подроде Strobus составляет 18,6%, Ducampopinus – 20,5%, в подроде Pinus -21,8%, а содержание глютаминовой кислоты – 19,4%, 17,4% и 15,8% соответственно, что существенно превышает вариабельность по содержанию этих аминокислот внутри подродов. Таким образом, полученные данные поддерживают представление ряда авторов (Бобров, 1983; Орлова, Аверьянов, 2004 и др.) о целесообразности разделения рода Pinus s.l. на три сепаратных рода: Ducampopinus, Pinus и Strobus, поскольку аминокислотный состав семян в первую очередь характеризует родовой статус таксонов (Семихов, Новожилова, 1982; Семихов и др., 2007). Расчет обобщенного статистического расстояния показывает хорошо выраженную гетерогенность в роде Pinus. И хотя все подроды Pinus s.l. четко отличаются и от других исследованных родов семейства (самый близкий к подроду Pinus – род Tsuga имеет обобщенное статистическое расстояние - 3,30, к подроду Strobus – род Cedrus -2,40), степень различия между подродами Pinus и Strobus имеют степень различия -4,10. Т.е., подроды Pinus и Strobus различаются больше между собой, чем с общепризнанными родами (Cedrus, Tsuga и др.). Дендрограмма иерархической кластеризации подтверждает существенные различия между осбуждаемыми подродами (Семихов и др., 2007), что в принципе, согласуется и с иммунохимическими и с электрофоретическими данными, обсужденными выше.

Работ выполнена при поддержки гранта РФФИ № 05-04-48591.

Литература

Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махин П.В. Иммунохимическое исследование рода Pinus и его взаимоотношений с другими родами семейства Pinaceae Lindl. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 2000. Вып. 179. С. 126–132.

Бобров Е.Г. О межродовой гибридизации в сем. Pinaceae // Ботан. журн. 1983. Т.68. №7–8. С.857–865.

Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные. Л., Наука. 1986. 192 с.

Орлова Л.В. Сосны России (систематика и география): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С – Петербург, 2000. 20с.

Орлова Л.В., Аверьянов Л.В. О систематическом положение Ducampopinus krempfii (Pinaceae) // Turczaninowia. 2004. N.7 .№2. С.30–44

*Семихов В.Ф., Гвоздева Е.В., Бессчетнов В.П., Арефьева Л.П.,Новожилова О.А., Гринаш М.Н.*Систематика семейства Pinaceae Adans. с позиции аминокислотного состава семян// Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1910–1924.

Семихов В.Ф., Новожилова О.А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян.// Ботан. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1207–1215.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения.1.От псилофитовых до хвойных. Л., 1956.488с.

Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the word. Wash. (D.C.): US Dep. of Agr., 1971. 97 p.

Frankis M.P. Generic inter-relationships in Pinaceae // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg. 1989. Vol. 46. P. 527–548.

Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol.4. № 1. 4 -9 pp.

Zhang Z.Y., Li D.Z. Molecular phylogeny of section Parria of Pinus (Pinaceae) based on chroloplast matK gene sequence data // Acta Botanica Sinica.2004.Vol.46. № 2. P. 171–179.

ФИЛОГЕНИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СЕКЦИИ RHIZIRIDEUM G. DON FIL. EX W.D.J. KOCH РОДА ALLIUM L.

Синицына Т.А.[1], Фризен Н.В.[2]

[1]Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова
[2]Германия, Оснабрюк, Ботанический сад Оснабрюкского университета

Род *Allium* является одним из крупнейших и экономически важных родов однодольных растений. Он включает более чем 800 видов, распространенных, в основном, в северном полушарии (World checklist of Alliaceae, 2006).

Согласно современной классификации (Friesen et.al., 2006), род состоит из 15 монофилетичных подродов и 67 секций. Подрод *Rhizirideum* (G. Don ex W.D.J. Koch) Wendelbo включает в себя 5 секций: sect. *Rhizirideum* s. str., sect. *Caespitosoprason* N. Friesen, sect. *Rhizomatosa* Egor., sect. *Tenuissima* (Tzagolova) Hanelt и sect. *Eduardia* N. Friesen.

Секция *Rhizirideum* включает 20 видов (*Allium denudatum* F. Delaroche *(syn. A. albidum* Fisch. ex M.Bieb.), *A. angulosum* L., *A. austrosibiricum* N. Friesen, *A. azutavicum* Kotuch., *A. burjaticum* N. Friesen, *A. czelghauricum* Bordz., *A. flavescens* Bess., *A. incensiodorum* Radic, *A. lusitanicum* Lam., *A. nutans* L., *A. prostratum* Trevir., *A. pseudoalbidum* N. Friesen et Ozhatay, *A. rubens* Schrad. ex Willd., *A. senescens* L. s.str., *A. senescens ssp. glaucum* (Regel) Dostal, *A. senescens* var. *minor* S.O.Yu, S.Lee et W.T.Lee, *A. spirale* Willd., *A. spurium* Don (*A.dauricum* N.Friesen), *A. stellerianum* Willd., *A. togashii* Hara, *A. tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen, *A. tytthocephalum* Roem.et Schult.), которые характеризуются наличием горизонтального корневища и луковиц, одетых в бумагообразные пленчатые оболочки. Виды секции распространены от Европы до Дальнего Востока, некоторые виды широко распространены, например, *A.angulosum*, *A.nutans*, другие же являются эндемиками, например, *A.azutavicum*, *A.incensiodorum*, *A.tytthocephalum.* Центр видового разнообразия секции лежит в горных степях Сибири и Монголии.

Секция *Rhizirideum* является монофилетичной группой (Friesen et.al., 2006).Филогения секции очень запутанна из-за полиморфизма и гибридизационных процессов, происходящих между видами. Внутри секции существует полиплоидный комплекс видов – *A.senescens* s.l., включающий 7 видов с разным уровнем плоидности – от диплоида (*A.austrosibiricum*) до гексаплоида (*A.senescens* s.str.).

Целью работы было изучение филогенетических отношений между видами секции с помощью молекулярных методов систематики растений.

Материалы и методы

В работе были использованы гербарный материал и живые растения из гербария и Ботанического сада Оснабрюкского Университета (OSBU), Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (WIR), Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) (Санкт-Петербург), Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского госуниверситета (ALTBE) (Барнаул), Московского государственного университета (MW).

70 образцов 23х представителей секции были проанализированы с применением методов секвенирования trnT-trnL, trnL-intron and trnL-trnF спейсерных фрагментов хлоропластной ДНК и ITS фрагментов ядерной рДНК.

29 образцов 17 видов секции были изучены с помощью RAPD (Random amplified polymorphic DNA), с использованием 7 праймеров, которые дали 108 признаков для анализа.

Для анализа данных, полученных в результате секвенирования , были использованы программы PAUP 4,0, MBayes v.3. Матрица данных, полученных в результате RAPD, была проанализирована с помощью программы NTSYS: был посчитан коэффициент сходства UN4, на основе которого данные были обработаны UPGMA статистическим методом.

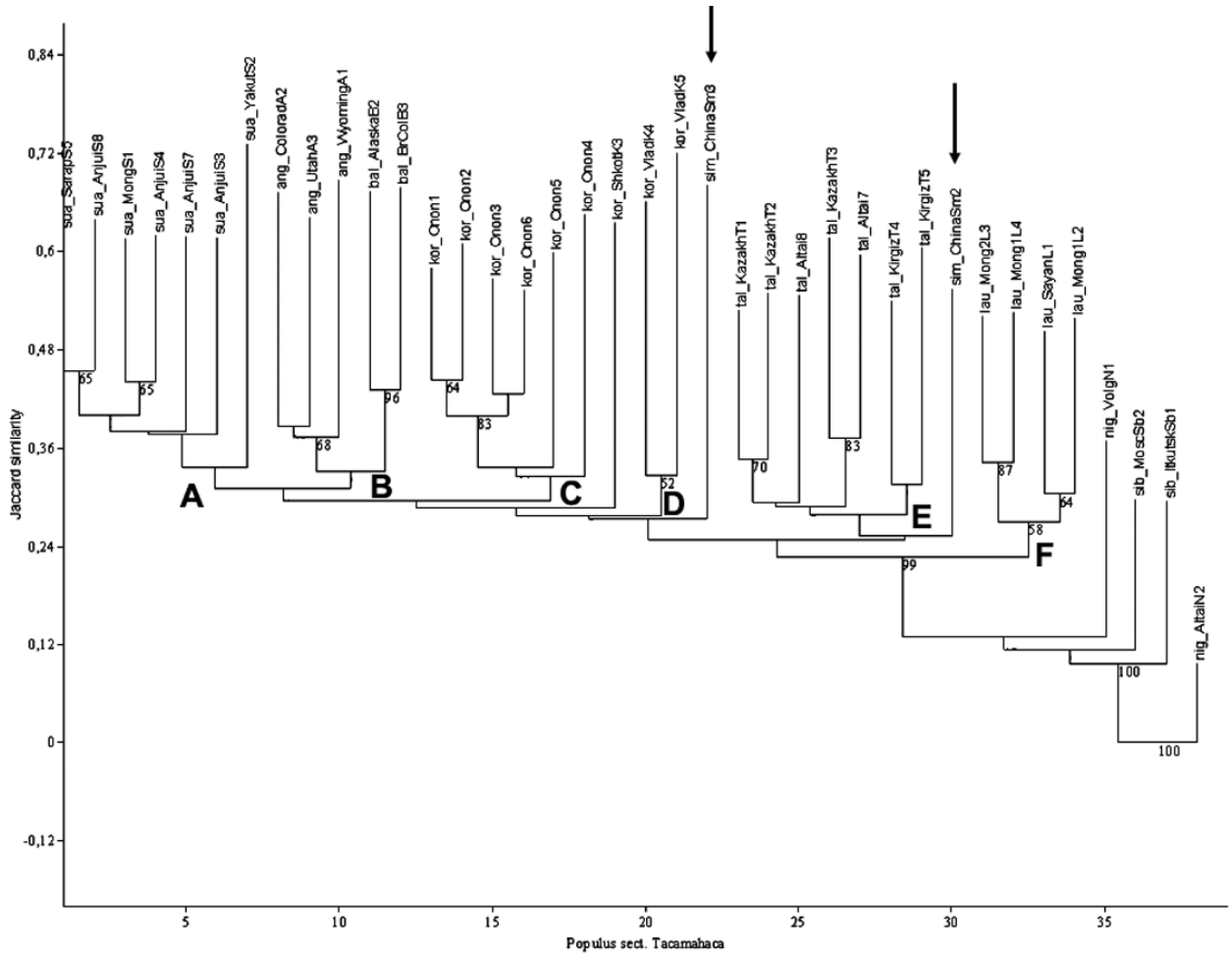
Результаты

Сравнение фрагментов хлоропластной ДНК показало минимальные различия между видами секции. Самым вариабельным участком оказался trnL-trnF фрагмент хпДНК. Но и при сравнении этих нуклеотидных последовательностей виды различаются лишь по 1–2 паре нуклеотидов.

Использование ITS фрагментов ядерной ДНК позволило увидеть 2 хорошо различимые группы внутри секции *Rhizirideum* (Рис.): европейскую, объединяющую виды, ареал которых целиком расположен или частью заходит в Европу; и азиатскую группу, виды которой произрастают только на территории Азии.

Азиатская группа видов генетически более дифференцирована, чем европейская группа. Четко выделяются виды *A.rubens*, *A.tuvinicum*, *A.spirale*. Виды европейской группы практически не различаются, что может говорить о том, что европейская группа моложе, чем азиатская.

Несколько представителей секции, произрастающие в Сибири (*A.tytthocephalum*, *A.azutavicum*) и Корее (*A.senescens* var.*minor*) попали в европейскую группу видов. Так как в работе использовался достаточно старый гербарный материал этих образцов, то полученные результаты следует тщательно проверить.



В результате RAPD в секции *Rhizirideum* выделились 2 группы – «белоцветковые» и «красноцветковые» виды. Группа «белоцветковых» видов объединяет представителей с бело-желтой окраской околоцветника, а группа «красноцветковых» видов включает представителей с окраской околоцветника от розоватой до пурпурной. Затем каждая из этих 2х групп делится на европейскую и азиатскую.

Таким образом, проведенные исследования позволяют нам сказать, что хлоропластная ДНК показывает минимальные различия между видами внутри секции *Rhizirideum*. Сравнение ITS фрагментов ядерной рДНК и RAPD показывают лишь группы видов (европейскую, азиатскую, «белоцветковых», «красноцветковых») внутри исследуемой секции. Четкие генетические отличия имеют лишь некоторые виды (*A.rubens*, *A.tuvinicum*, *A.spirale*). Тот факт, что азиатская группа видов секции генетически более дифференцирована, чем европейская группа, позволяет также сказать, что, вероятно, центр происхождения секции *Rhizirideum* совпадает с ее центром видового разнообразия. В целом, молекулярные различия между видами секции минимальны, что позволяет говорить о малом возрасте секции, вероятно, около 1 миллиона лет.

Литература

Friesen N., Fritsch R.M., Blatther F.R. Phylogeny and intrageneric classification of *Allium* L. (*Alliaceae*) based on nuclear ribosomal DNA ITS // Aliso. 2006. Vol.22. N 1. P. 372 – 395.

Govaerts, R., Snijman, D.A., Marcucci, R., Silverstone-Sopkin, P.A., Brullo, S., Friesen, N. (2006). World Checklist of Alliaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; http://www.kew.org/wcsp/ accessed 15 January 2007; 10:30 GMT.

ПОЛИМОРФИЗМ БАЛЬЗАМИЧЕСКИХ ТОПОЛЕЙ (*POPULUS* L. СЕКЦИЯ TACAMAHACA) ПО ДАННЫМ ISSR МАРКИРОВАНИЯ

Скворцов А.К.[1], **Беэр С.С.**[2], **Шанцер И.А.**[1]

[1]*Москва, Главный ботанический сад РАН*
[2]*Москва, Биологический ф-т МГУ*

В настоящем исследовании мы попытались оценить пригодность молекулярно-генетических методов ISSR маркирования для исследования полиморфизма и родства таксонов рода *Populus* L. в пределах секции Tacamahaca. Для исследования были отобраны образцы тополей из гербарной коллекции А.К. Скворцова: *P. balsamifera* (С. Америка) – 2; *P. angustifolia* (С. Америка) – 3; *P. laurifolia* (Монголия, Саян) – 4; *P. macrocarpa* (Киргизия, Алтай, Казахстан) – 7; *P. simonii* (Китай, Москва) – 3; *P. suaveolens* (Монголия, Якутия, Хабаровский край) – 8; *P. koreana* (Читинская обл., Приморский край) – 10. Два образца *P. nigra* (секция Aigeiros) из Волгоградской области и Иркутска были взяты в качестве внешней группы. В исследование были также включены два образца *P.* x *sibirica*, предположительно считавшегося межсекционным гибридом *P. nigra* x *P. basamifera* и очень широко распространенного в культуре.

ДНК выделяли из сухих листьев (20 мг каждого образца) с использованием набора NucleoSpin Plant (Macherey-Nagel, Германия) в соответствии с инструкцией производителя. ПЦР реакцию с предварительной денатурацией (95°C – 3 мин) проводили в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad (Bio-Rad Ltd., США) в течение 35 циклов в режиме: денатурация при 94°C — 30 с, отжиг при соответствующей температуре — 30 с, элонгация при 72°C — 40 с + прибавление 2 с на каждый цикл. Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10–20 нг ДНК, 20 пмолей праймера и готовый реакционный микс MaGMix (200 мкМ каждого dNTP, 1,5 мМ $MgCl_2$, 1,5 ед. Taq-полимеразы и буфер, Диалат ЛТД, Россия). Продукты реакции разделяли электрофорезом в 1,7% агарозном геле в 1х трис-боратном буфере с бромистым этидием (0,5 мкг/мл) при 90 В и фотографировали. Фотографии агарозных гелей были проанализированы в программе Cross Checker 2.91 (Buntjer, 2000) с составлением бинарных матриц присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины.

Для реакции были использованы ISSR праймеры M7, M8, UBC840, UBC855, UBC868, UBC881 и сочетание праймеров UBC840 и UBC855. С ДНК из трех образцов (*P. suaveolens* S6 из Хабаровского края, *P. koreana* K2 из Приморского края и *P. simonii* Sm1 из Москвы) реакция с большинством праймеров прошла очень плохо. Эти три образца были исключены из дальнейшего анализа. Всего удалось получить 145 ампликонов, большинство из которых оказались полиморфными в пределах видовых и популяционных (для *P. suaveolens* и *P. koreana*) выборок.

Анализ полученных молекулярных данных мы проводили в программе PAST ver. 1.67 (Hammer et al., 2001) методами Neighbor Joining и Principal Coordinate Analysis с использованием меры сходства Жаккара. Устойчивость структуры дерева в NJ анализе оценивалась методом бутстрепа (1000 бутстреп реплик).

В результате проведенного анализа были получены следующие результаты:

1) Секция Tacamahaca в NJ анализе образовала единую по отношению к внешней группу с высокой бутстреп поддержкой (99%), что говорит о ее полной естественности. В ее пределах отдельные группы образцов, в частности, образцы *P. koreana* из популяции в Читинской области, североамериканские *P. angustifolia* и *P. balsamifera*, а также центральноазиатский *P. laurifolia*, также образовали кластеры с бутстреп поддержкой выше 50% (96% для *P. balsamifera*). Однако отношения между отдельными видами и популяциями в нашем исследовании остались неразрешенными. Для их уточнения, вероятно, потребуется привлечение большего материала, большего числа ISSR маркеров, а также использование специфических маркеров, таких как последовательности ядерного и хлоропластного геномов.

2) Образцы *P.* x *sibirica* попали во внешнюю группу и во всех случаях отчетливо группировались с *P. nigra*, а не с *P. balsamifera*. Это заставляет поставить под сомнение выдвинутую ранее (Скворцов, 2007) гипотезу о происхождении *P.* x *sibirica* в результате гибридизации *P. nigra* x *P. balsamifera*. Приходится констатировать, что вопрос о происхождении этого широко распространенного культивара остается открытым и нуждается в дальнейшем изучении, хотя участие P. nigra в его образовании теперь и не вызывает сомнений.

3) Центральноазиатские *P. laurifolia* и *P. macrocarpa* (= *P. talassica*) оказались, как и предполагалось по данным морфологии, наиболее близкими друг к другу и (в NJ анализе – кластеры E и F) базальными по отношению к дальневосточным и североамериканским представителям секции Tacamahaca.

4) Дальневосточно-сибирские *P. suaveolens* и *P. koreana* образовали довольно рыхлую группу из трех кластеров (A, C, D). Это не противоречит предлагаемой А.К. Скворцовым (Скворцов, Белянина, 2006) широкой трактовке их, как одного полиморфного вида *P. suaveolens*. Однако тот факт, что выборки из популяций *P. suaveolens* из долины Амура в Хабаровском крае и *P. koreana* из Читинской области образовали отдельные хорошо очерченные кластеры, говорит о существующей значительной географической дифференциации в

пределах этого широко распространенного вида, который заслуживает дальнейшего изучения. Видимо, необходимо также привлечение материалов с территории Китая.

5) Североамериканские *P. balsamifera* и *P. angustifolia* оказались весьма близкими друг другу и образовали одну группу в анализе методом главных координат и два соседних кластера в NJ анализе (B). Однако в последнем случае они оказались включены внутрь группы кластеров *P. suaveolens* в широком смысле (A, B, C, D). Так же как и последний вид, североамериканские представители секции Tacamahaca заслуживают дальнейшего изучения с привлечением большего материала.

6) Включенные в исследование два образца *P. simonii* (оба собраны в провинции Шэньси Китая) не образовали одного кластера в NJ анализе. Один из них оказался базальным по отношению к кластеру *P. macrocarpa*, другой – к группе кластеров, объединяющих *P. suaveolens* в широком смысле и североамериканских представителей секции. Вполне вероятна гибридная природа этих образцов. Этот вид, считающийся хорошо очерченным, заслуживает дальнейшего исследования, с привлечением как значительно большего материала из Китая, так и культивируемых образцов с территории России.

Работа поддержана грантом РФФИ № 05-04-48569.

Литература

Buntjer J.B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // Plant & Animal Genome VIII Conference. San Diego, CA, January 9–12, 2000. (http://wheat.pw.usda.gov/jag/papers99/paper599/indexp599.html).

Hammer O., Harper D. A. T. & Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V.4 N 1, 4. 9 pp. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus* sect. Tacamahaca, Salicaceae) на востоке азиатской России // Ботан. Журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1244–1252.

Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюл. Главного ботанического сада. 2007. Вып. 193. С.

ЭВОЛЮЦИОННО-КОНСЕРВАТИВНЫЙ ГЕН 5.8S РРНК В ГЕНОМЕ *AVENA* И ДРУГИХ ЗЛАКОВ

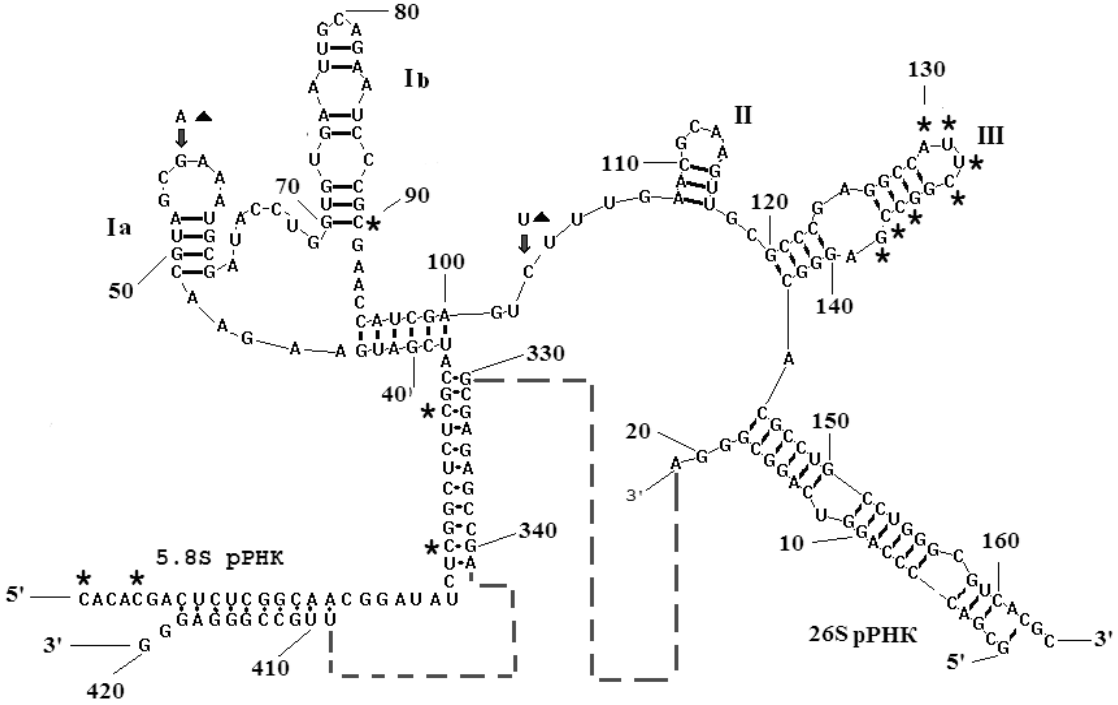
Тюпа Н.Б., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Исследованы изменения первичной и вторичной структуры 5.8S рРНК в ходе дивергенции таксонов в сем. Poaceae. В пределах рода, например, у всех 25 исследованных видов рода *Avena,* 5.8S рРНК, как правило, идентичны. Длина этой последовательности составляет 164 нуклеотида, 58,9% dG+dC. С помощью так называемого, «генетического» алгоритма, лежащего в основе программы GArna (Titov et al., 2002) и с помощью алгоритма Цукера (Zuker, 1989) с использованием программы RNAstructure 3.71 были построены вероятные вторичные структуры 5.8S рРНК (рис.). На рис. видно, что вторичная структура 5.8S рРНК у злаков имеет типичные шпильки и однонитевые петли, обнаруженные и у других видов высших растений, грибов, динофлагеллят, амфибий (см.: Hershkovitz, Lewis, 1996; Peculis, Greer, 1998; Gottschling, Plotner, 2004). То, что последовательность 5.8S рРНК относительно консервативна в течение длительного (в эволюционном смысле) времени свидетельствует, что мутации фиксируются в такой последовательности редко, причем образовавшийся вариант последовательности, вероятно, также стабильно поддерживался в течение длительного времени (Алешин, 2005). Отсюда следует, что 5.8S рРНК может содержать «хорошие» признаки, монофилетического типа, характерные для отдельных таксонов.. Для того, чтобы найти такие признаки, мы сопоставили наши данные по последовательностям 5.8S рРНК у *Aveneae* и *Poeae* с результатами секвенирования генов *5*.8S рРНК у других представителей *Poaceae* (http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

В качестве внешней группы для *Poaceae* мы взяли представителя сем. *Joinvilleaceae – Joinvillea plicata* – единственного представителя порядка Poales, не относящегося к семейству *Poaceae*, для которого известна последовательность нуклеотидов 5.8S рРНК *(*Hsiao et al., 1998). Анализ последовательностей 5.8S рРНК позволил нам обнаружить характерные синапоморфии, подтверждающие предполагаемое раннее разделение Poaceae на две филогенетических ветви – на группу арундиноидных триб, называемую, обычно, кладой PACCAD (то есть, *Panicoideae-Aristidoideae-Centothecoideae-Chloridoideae-Arundinoideae* (включая *Molinia)-Danthonioideae)* и кладу BEP (*Bambusoideae-Ehrhartoideae-Pooideae*), что согласуется с представлениями, основанными на основании анализа хлоропластных генов (Soreng, *Davis, 1998;* Barker et al., 1999; Grass Phylogeny Working Group, 2001). Последовательности 5.8S рРНК растений клады BEP, также как *Joinvillea plicata* и примитивные, занимающие базальное положение на древе *Poaceae* злаки *Streptochaeta sodiroana* и *Pharus latifolius*, несут G в положении 55 и C в положении 103. У всех паникоидных злаков клады PACCAD в положении 55

стоит A, а в положении 103 – U. Первая из этих замен (G→A) произошла в петле первой шпильки Ia в результате чего у злаков клады PACCAD образуется поли A-трек (pAAAA), вторичная структура молекулы не изменилась (рис.1). Вторая транзиция (C→U) также затронула неспаренный район; эта мутация также не изменяет вторичную структуру 5.8S рРНК (рис.).



Вторичная структура молекулы 5.8S рРНК, характерная для видов рода *Avena,* и ее взаимодействие с 26S рРНК. Римскими цифрами Ia, Ib, II и III обозначены шпильки. Звездочками отмечены позиции, мутации по которым возникают неоднократно в разных трибах *Poaceae;* Треугольниками – синапоморфные замены, характерные для всех злаков клады PACCAD.

В пределах подтрибы *Aveninae* (Овсовые), кроме исследованных нами 25 видов *Avena*, известны последовательности 5.8S рРНК *Helictotrichon asiaticum*, 3 видов *Dichelachne* и *Arrhenatherum elatius* (см.: www.ncbi.nlm.nih.gov). Все они, кроме *Arrhenatherum,* имеют одинаковые последовательности 5.8S рРНК. У райграса же (*Arrhenatherum elatius*), в III-шпильке 5.8S рРНК, в положении 127 и 136 были обнаружены две замены. Анализ вторичной структуры РНК показал, что, несмотря на две мутации, у этого вида полностью сохраняется вторичная структура рРНК, так как обе замены произошли в комплементарной позиции в третьей шпильке, то есть, в этом случае мы наблюдаем яркий пример компенсаторной мутации. Обнаружение сразу двух нуклеотидных замен в высоко консервативной спирали у *Arrhenatherum* показывает, что сначала произошла замена C→U или G→A, дестабилизировавшая спираль, приведшая ее в нестабильное «возбужденное» состояние (см. Алешин, 2005) и, затем, возникла и была поддержана отбором компенсаторная мутация, вернувшая спирали стабильность.

Такая же последовательность 5.8S рРНК как у *Avena* обнаружена также у *Calamagrostis epigejos,* представителя подтрибы *Agrostidinae* (Полевицевые). Однако последовательность 5.8S рРНК у трех других исследованных видов этой подтрибы иная: у нами секвенированного *Agrostis capillaris* (Kim et a., 2004) и 6 других видов *Agrostis*, секвенированных другими авторами (Gardner et al., 2004), имеется замена C→U в положении 137, при этом вторичная структура рРНК сохранена, а у *Zingeria biebersteiniana* и *Z. trichopoda* обнаружены сразу три нуклеотидных замены в трех рядом лежащих позициях – UUC заменилось на CCU. Точно такие же замены найдены еще у трех видов злаков (*Arctophila fulva*, *Dupontia fisheri* и *Colpodium versicolor*), все они относятся к подтрибе *Poinae* (Мятликовые). Вторичная структура 5.8S рРНК при этом не меняется, так как все три нуклеотида лежат в неспаренном участке. Это один из аргументов в пользу того, что род *Zingeria* ближе к Мятликовым, чем к Овсовым.

Первичная последовательность нуклеотидов в шпильке III – самый вариабельный район 5.8S рРНК, но при этом все обнаруженные у *Poaceae* изменения ее не нарушают вторичной структуры, что, вероятно, говорит о роли вторичной структуры этой части молекулы в упаковке или работе рибосомы.

Работа финансировалась из средств РФФИ (грант 06-04-48399) и программой «динамика генофондов».

Литература

Алешин В.В. Синапоморфные признаки в РНК малой субъединицы рибосом беспозвоночных. Автореф. дисс... док. биол. наук. М., 2005. 48 с.

Barker N.P., Linder H.E., Harley E.H. Sequences of the grasspecific insert in the chloroplast rpoC2 gene elucidate genetic relationships of the *Arundinoideae* (*Poaceae*) // Sys. Bot. Vol. 23. P. 327–350.

Gardner R.C., Keeling J., de Lange P.J., Wright S.D., Cameron E.K. A New Zealand biodiversity database // http://www.ncbi.nlm.nih.gov/. 2004. Locuses AY705885, AY705884, AY705883, AY705882, AY705881, AY705880.

Gottschling M., Plötner J. Secondary structure models of the nuclear internal transcribed spacer regions and 5.8S rRNA in *Calciodinelloideae* (*Peridiniaceae*) and other dinoflagellates // Nucleic Acids Res. 2004. Vol. 32. P. 307–315.

Grass Phylogeny Working Group / Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*) // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2001. Vol. 88. P. 373–430.

Hershkovitz M.A., Lewis L.A. Deep level diagnostic value of the rDNA ITS region // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 1276–1295.

Hsiao C., Jacobs S.W.L., Chatterton N.J., Asay K.H. A molecular phylogeny of the grass family (*Poaceae*) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS) // Australian Systematic Botany. 1998. Vol. 11. P. 667–688.

Kim E.S., Tyupa N.B., Machs E.M., Punina E.O., Rodionov A.V. Nucleotide sequence of the internal transcribed spacer regions ITS1 and ITS2 and 5.8S rRNA gene in *Agrostis capillaris* L. (*Agrostis tenuis* Sibth.) // http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ 2004. Locus AY520820.

Peculis B.A., Greer C.L. The structure of the ITS2-proximal stem is required for pre-rRNA processing in yeast // RNA. 1998. Vol. 4. P. 1610–1622.

Soreng R.J., Davis J.I. Phylogenetics and character evolution in the grass family (*Poaceae*): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets // The Botanical Review. 1998. Vol. 64. P. 1–89.

Titov I.I., Vorobiev D.G., Kolchanov N.A. Mass analysis of RNA secondary structures using a genetic algorithm // Proc. 2nd Int. Conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure. Novosibirsk. Russia. 2002. Vol. 2. P. 138–141.

Zuker M. On finding all suboptimal folding of an RNA molecule // Science. 1989. Vol. 244. P. 48–52.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА CLEOMACEAE В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ МОРФОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ С4 ФОТОСИНТЕЗА

Федорова Т.А.[1], Вознесенская Е.В.[2], Ролсон Э.Х.[3], Эдвардс Д.Э.[3]

[1]Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия
[2]Санкт Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия
[3]Пулман, Вашингтонский Государственный университет, США

Семейство *Cleomaceae* было выделено как самостоятельное в результате филогенетического анализа морфологических (Judd et al., 1994) и молекулярных (хлоропластная ДНК – *ndhF* и *trnL-trnF*) (Hall et al., 2002) данных, полученных при изучении *Capparaceae* и *Brassicaceae*. В обоих исследованиях оно локализовалось на филогенетических деревьях как сестринская к семейству *Brassicaceae* группа, однако существенным недостатком являлось ограниченное число видов обоих семейств, взятых для анализа. Целью настоящего исследования являлось более глубокое изучения филогении представителей семейства *Cleomaceae* на основании анализа хлоропластных и ядерных последовательностей для реконструкции эволюции и распространения C_4 фотосинтеза, важнейших морфологических признаков, биогеографии и, как следствие, таксономической ревизии семейства. Для определения частоты встречаемости и распределения типов фотосинтеза, типов организации цветка, структуры соцветий, биогеографии *Cleomaceae* в мировом объеме мы использовали филогению, полученную на основании сравнения последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) ядерной рибососомальной ДНК и спейсеров *psbA-trnH* хлоропластной ДНК.

На филогенетическом дереве, построенном на основании анализа участка *ITS* рибосомальной ядерной ДНК, с высокой степенью поддержки обособляются ветви, содержащие клады, которые мы условно называем *Polanisia, Peritoma* с родами *Wislizenia* и *Oxystylis, Thyllacophora* и *Buhsea,* а также большая ветвь *Cleome* s.str. Таким образом, род *Cleome* в современном его понимании может оказаться полифилетичным. Клады *Polanisia, Peritoma* с родами *Wislizenia* и *Oxystylis, Thyllacophora* и *Buhsea* занимают базальное положение по отношению к *Cleome* s.str. В кладе *Cleome* s.str. можно выделить следующие подклады: *Raumanissa, Gymnogonia, Siliquaria*, и американскую группу клеом с подкладами, которые мы условно назвали *Physostemon, Podandrogyne, Gynandropsis, Ebracteata, Tarenaya*. Деревья, полученные на основании филогенетичнского анализа участка хлоропластной ДНК (*psbA-trnH*) в целом соответствуют вышеописанному, но хорошо поддержанными являются только базальные клады, а взаимосвязь и поддержки подклад клады *Cleome* s.str. не являются определенными и достоверными.

Сопоставление филогенетических данных с данными биогеографии четко показывает наличие американской базальной группы *Peritoma* с родами *Wislizenia* и *Oxystylis*, базальное положение также занимает и

единственный проанализированный нами американский вид *Polanisia dodecandra*. Афроазиатские виды секций *Thyllacophora* и *Buhsea* также хорошо отграничены от афроазиатских видов *Cleome*, базальных по положению по отношению к американским видам *Cleome*. В кладе *Cleome* s.str. в группе афроазиатских видов обособляется клада австралийских видов, которые образуют сестринскую группу по отношению к *C. viscosa*. В целом, данные анализа изученных последовательностей хорошо совпадают с биогеографическими данными. На основании данных филогеографического анализа высказаны гипотезы о происхождении родов семейства и реконструировано распространение представителей семейства Cleomaceae.

В рамках морфологического анализа были выявлены типы структуры цветков, встречающиеся у представителей семейства Cleomaceae. С использованием филогении семейства мы изучили частоту встречаемости и распределение разных флоральных типов. Наиболее изменчивыми признаками строения цветка являются число тычинок, наличие андрофора, гинофора и тип нектарников. По-видимому, анцестральным состоянием следует считать шеститычиночный андроцей. Также было обнаружено всего несколько видов, относящихся к разным кладам, которые имеют цветки с четырьмя и двумя тычинками, из чего можно сделать вывод, что такое состояние андроцея возникает независимо. Дальнейших реверсий к цветкам с большим числом тычинок в этих кладах не происходило. Сразу в нескольких кладах возникает переход к многотычиночному состоянию андроцея. Увеличение числа тычинок может быть связано с возрастанием пролиферативной активности зоны флоральной меристемы с базипетальной разметкой (возможно, это реверсии к цветкам Capparaceae-типа). Иногда пролиферативная активность меристемы возрастает и приводит к образованию андрофора, тогда число тычинок при этом не возрастает. Выявлены корреляции между степенью развития нектарников и числом тычинок: с уменьшением размеров нектарника число тычинок возрастает. На основании сопоставления филогенетических и данных морфологии цветка обсуждаются вопросы флоральной эволюции в этом семейства.

Выявленные типы организации и структуры генеративных побегов в Cleomaceae довольно жестко коррелируют со следующими кладами: *Peritoma* клада представлена однолетними и многолетними травами с псевдотерминальными, нерегулярными, разреженными, четковидными, брактеозными и абрактеозными кистями 3-листочковыми сложными листьями в вегетативной зоне; *Polanisia* клада представлена однолетними травами с пролифирирующей флоральной зоной или псевдотерминальными, нерегулярными, разреженными, четковидными, брактеозными кистями и 3-листочковыми брактеями, сходными с обычными вегетативными листьями; *Thyllacophora* и *Buhsea* клады представлены многолетними полукустарниками с пролифирирующими флоральными зонами и простыми брактеями и листьями; почти все клады, выделившиеся в роде *Cleome* представлены однолетними травами с иррегулярными, разреженными или компактными кистями и простыми брактеями в области соцветий, тогда как вегетативные листья могут быть сложными. Базальное положение занимают группы видов с пролиферирующими флоральными зонами, представленными отдельными цветками, чередующимися с побегами, основания которых становятся многолетними и включаются в многолетний осевой скелет растения (*Thyllacophora, Buhsea*, *Polanisia*), терминальными разреженными четковидными кистями с брактеями не отличающимися от вегетативных листьев. По происхождению такие кисти следует считать псевдотерминальными (*Polanisia, Peritoma*). Производными являются соцветия представленные компактными четковидными или компактными терминальными брактеозными или абрактеозными кистями (*Peritoma, Cleome*).

В вопросе о том, какие листья – сложные 3-листочковые, сложные многолисточковые или простые – являются примитивными для этого семейства, однозначно можно сказать, что базальное положение занимают виды как с простыми, так и с 3-листочковыми сложными листьями, а многолисточковые сложные листья – производный признак. Сделать вывод о том какой признак первичен – простые или сложные 3-листочковые листья, не представляется возможным и на основании филогении.

В настоящее время таксономию Cleomaceae нельзя назвать хорошо разработанной и устоявшейся. Наш филогенетический, морфологический и биогеографический анализ позволяет сформулировать несколько гипотез о взаимосвязи между собой и с базальными представителями семейства Capparaceae групп *Polanisia, Peritoma, Buhsea, Thyllacophora, Cleoma* s.str. Мы не исключаем полифилетического происхождения семейства от базальных представителей семейства Capparaceae, распространенных на разных континтах. Из рода *Cleome* s.lat., по-видимому, следует исключить секции *Polanisia, Peritoma, Buhsea, Thyllacophora* и рассматривать их в ранге самостоятельных родов или даже семейств. Также обсуждается положение некоторых видов и на основании анализа таксономической значимости предлагается пересмотреть диагнозы родов и внутриродовых таксонов, а также видовой состав этих таксонов.

Предварительный анализ показал, что C_3 тип фотосинтеза является анцестральным типом для этого семейства, а C_3-C_4 промежуточный и C_4 типы фотосинтеза являются производными. Типы фотосинтеза у представителей семейства Cleomaceae были определены ранее и наряду с хорошо известным C_4 видом, *Cleome gynandra*, было обнаружено наличие еще двух видов с C_4 характеристиками (*C. angustifolia* and *C. oxalidea*) и одного вида с C_3-C_4 промежуточным типом фотосинтеза (Marshall et al., 2007; Voznesenskaya et al., 2007). C_4 тип фотосинтеза представлен в кладе *Gymnogonia* (*C. angustifolia*, *C. gynandra*) и кладе *Siliquaria* (*C. oxalidea*).

C. paradoxa – вид с C_3-C_4 промежуточным типом фотосинтеза, также принадлежит к кладе *Gymnogonia*, тогда как *C. allamani,* второй вид, у которого можно предположить наличие C_3-C_4 фотосинтеза, находится в кладе *Siliquaria.* Таким образом, на основании наших данных можно предположить, что C_4 фотосинтез возникал в данном семействе дважды. Используя данные филогенетического анализа Cleomaceae, детально обсуждаются взаимодействия между типами фотосинтеза и гипотезы возможного происхождения и эволюции C_4 типа фотосинтеза у представителей этого семейства в связи с условиями их произрастания.

Авторы выражают глубокую благодарность фонду CRDF (Civilian Research and Development Foundation), грант RUB1-2829-ST-06, а также членам лабораторий фотосинтеза и молекулярной систематики школы биологических наук и центра интегрированных биотехнологий Вашингтонского государственного университета.

Литература

Hall JC, Sytsma KJ, Iltis HH. Phylogeny of Capparaceae and Brassicaceae based on chloroplast sequence data // American Journal of Botany. 2002. Vol. 89. P. 1826–1842.

Judd WS, *Sanders RW, Donoghue MJ.* Angiosperm family pairs: Preliminary phylogenetic analyses // Harvard Pap. Bot. 1994. Vol. 5. P. 12–18.

Marshall DM, Muhaidat R, Brown NJ, Liu Z, Stanley S, Griffiths H, Sage RF, Hibberd JM. Cleome, a genus closely related to *Arabidopsis*, contains species spanning a developmental progression from C_3 to C_4 photosynthesism // The Plant Journal. 2007. Vol. 51. P. 886–896.

Voznesenskaya E, Koteyeva NK, Chuong SDX, Ivanova AN, Barroca J, Craven L, Edwards GE. Physiological, anatomical and biochemical characterization of the type of photosynthesis in *Cleome* species (Cleomaceae) // Functional Plant Biology. 2007. Vol. 34. P. 247–267.

ИЗУЧЕНИЕ УЧАСТКОВ ГЕНОМА УТОЧНЯЕТ И ИЗМЕНЯЕТ НАШИ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВИДАХ И ВИДООБРАЗОВАНИИ У РАСТЕНИЙ

Шнеер В.С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН

В последние несколько лет технологический прогресс в молекулярных методах исследования геномов вывел изучение видов растений и процессов видообразования у них на новый уровень. Стало возможным перейти от исследования одного растения каждого вида (как было недавно) к изучению представительной выборки, изучать географическую и индивидуальную изменчивость, если есть необходимость. Расширяется набор участков генома, как в целом, так и каждой работе (в среднем).

Изучение видовых групп на стыке систематики и генетики с начала 90-х годов XX века проводилось главным образом в группах, включающих важные культурные виды (*Gossypium, Helianthus, Brassica, Glycine* и др.). Затем и группы дикорастущих видов, особенно немногие естественные полиплоиды недавнего происхождения (виды из родов *Cardamine, Saxifraga, Tragopogon* и др.) стали модельными для изучения многих вопросов природы, эволюции и жизни видов. За последние годы список таких групп расширился. Молекулярные исследования во многом обеспечили концептуальные изменения, происшедшие в представлениях о видах и видообразовании.

Еще лет 25 назад считали, что до 70–80% всех покрытосеменных и 95% папоротников – полиплоиды. Данные, накопленные с тех пор, в особенности с помощью молекулярных методов, показывают, что подавляющее большинство видов растений – полиплоиды, даже у имеющих низкое хромосомное число обнаружено много дуплицированных генов, и есть свидетельства, что дупликации когда-то подвергался целый геном. Актуальный прежде вопрос, является ли тот или иной вид полиплоидом, теперь может быть заменен вопросом сколько циклов полиплоидизации он претерпел. При этом, хотя аллополиплоиды все же преобладают, стало очевидно, что и аутоплоиды (гомоплоиды) встречаются не так редко, как думали ранее, и возникают они чаще путем внутривидовой гибридизации с с участием нередуцированных гамет, а не путем соматического удвоения хромосомного набора.

Традиционно многие зоологи вслед за Майром считали гибридизацию «ошибкой», нарушением в работе репродуктивных механизмов, а часто сталкивавшиеся с нею ботаники считали ее закономерной, внимательно изучали и придавали большое значение интрогрессии в процессах адаптаций. Выявление гибридов затруднительно когда генетические различия между видами слабо выражены морфологически. Исследование участков генома позволяет идентифицировать гибридные особи в природе и находить их родителей. Картины, выявляемые при этом, как правило, в большей или меньшей мере отличаются от тех, что были получены при изучении скрещиваний в лабораториях видов дрозофилы и других модельных групп. Об опасности экстраполяции результатов экспериментальной гибридизации на то, что происходит в природе, предупреждали много лет назад (например, Скворцов, 1967). По современным оценкам вследствие гибридизации произошло не менее 50%, а гибридизируют между собой в настоящее время до 25%

всех видов растений. При этом распространена межвидовая гибридизация не во всех группах, примерно до трети семейств и шестая-седьмая часть всех родов покрытосеменных включает гибридизирующие виды. В то же время в некоторых группах растений (например, из рода *Gossypium*) гибриды были обнаружены там, где их не предполагали найти, между видами, разделенными, казалось бы, всеми возможными репродуктивными барьерами – географическим, биологическим, экологическим (Cronn, Wendel, 2003). При этом морфологически такие растения часто крайне сходны, так что даже был предложен термин «криптическая гибридизация». Оказалось, что и у животных интрогрессивная гибридизация встречается в большем числе групп животных, чем это предполагали ранее, и тоже распространена неравномерно, чаще – у птиц, у бабочек, но очень редко – у видов дрозофилы, главного модельного объекта в исследованиях видообразования, что наложило свой отпечаток на всю историю его изучения (Mallet, 2005).

Присутствие видов гибридогенного происхождения влияет на топологию деревьев при молекулярно-филогенетическом анализе. Ранее предлагалось заранее выявлять гибриды каким-либо способом и не включать в выборку или находить их по расхождению топологии деревьев, построенных по хлоропластным и ядерным генам и затем исключать из филогенетических анализов. Впрочем, второй способ выявляет факт наличия гибридизации в группе, но не всегда оказывается эффективным для отыскания гибридных таксонов. Возможность брать в анализ множество растений и анализировать клонированные последовательности ITS1 и 2 – ядерных внутренних транскрибируемых спейсеров генов рибосомных РНК, представленных в ядре множеством копий, позволяет находить гибриды недавнего происхождения, содержащие еще не гомогенизированные согласованной эволюцией гаплотипы (варианты) последовательностей обоих родителей, которых можно таким образом идентифицировать абсолютно точно. Если последовательности уже подверглись гомогенизации, иногда степень ее может служить для грубой оценки времени возникновения гибрида. Нахождение множественных гаплотипов ITS у родительских видов свидетельствует, что и они представляют собой гибриды, что может проявляться значительной вариабельностью на морфологическом уровне. Нахождение у разных растений одного гибридного вида разных сочетаний гаплотипов ITS подтверждает множественное возникновение гибридов. В случае совсем молодых гибридов можно выявить родителей и при прямом секвенировании, без клонирования.

Для групп с частой гибридизацией (*Paeonia, Saxifraga, Armeria* и др.) характерна сетчатая эволюция, которую невозможно представить в виде филогенетических деревьев. Для этого были предложены филогенетические сети или сплитграфы, которые позволяют представлять альтернативные филогенетические пути и более адекватно моделировать эволюционную историю таксонов (см. Huson, Bryant, 2005).

Анализ последовательностей ДНК дает возможность проверить гипотезы об однократном или множественном происхождении того или иного признака – морфологического, типа опыления, экологической приуроченности и др. При изучении разновидностей, выделенных на основе одного признака, анализ ДНК позволяет определить, является ли этот признак приметой более глубоких генетических различий или лишь свидетельствует о наличии двух морф в пределах вида.

Нередка ситуация, когда распределение видов на филогенетическом древе, построенном по последовательностям, не согласуется с их группированием в системах рода. Впрочем, и мета-анализ данных, полученных для множества видов из разных групп растений и животных методами нумерической таксономии на множественных популяциях каждого вида, показал, что лишь половина фенотипических кластеров соответствует таксономическим видам (Rieseberg et al., 2006), было объяснено склонностью таксономистов к «видодробительству».

Тем не менее анализ последовательностей ДНК уже позволил во множестве групп животных обнаруживать в одном виде несколько криптических видов, тогда как у растений такой картины не выявляется. Часто обнаруживается, что несколько видов (тем более подвидов), близких, а иногда и предположительно не очень близких (из разных секций) не удается различить по ITS, а тем более по хлоропластным генам. При исследовании видовых комплексов и сложных групп близких видов (таких, как в роде *Rosa*, например) вариабельность взятых участков генома как правило оказывается недостаточной, и в таких случаях прибегают дополнительно к методам мультилокусного анализа (AFLP, ISSR и др.), которые имеют свои недостатки и ограничения. В то же время, например, сочетание метода AFLP и анализа экспериментальных скрещиваний показало присутствие множества криптических морфологически неотличимых видов в двух арктических видах рода *Draba* (Grund et al., 2006), но такие примеры остаются пока единичными. Имеющихся молекулярных данных по растениям пока недостаточно, чтобы оценить в целом соответствуют ли они чаще позициям «дробителей» или «объединителей», но, возможно, скорое будущее это покажет.

Интенсивно ведутся работы, имеющие целью создать базу данных последовательностей ДНК, которые могли бы служить для молекулярной идентификации соответствующих видов животных и растений (ДНК-штрихкодов). Штрихкод должен отличать особей одного вида от всех прочих. Однако для этого должны быть определены по возможности четкие границы между видами. Так как между многими видами растений такие границы пока расплывчаты, для многих групп определение молекулярных идентификаторов должно происходить одновременно (или поочередно) с их таксономической проработкой. Для оценки принадлежности образ-

цов к одному или к разным видам пока предложены пороговые значения уровней дивергенции последовательностей, но ведется поиск и других критериев (Little, Stevenson, 2007).

У животных для большинства групп уже выявлены участки геномов, проявляющие оптимальную вариабельность на видовом и межвидовом уровнях (фрагмент митохондриального гена субъединицы 1 цитохром С оксидазы – CO1, 16S рРНК, цитохром b и др.). Однако у растений вариабельность митохондриального и хлоропластного геномов (представленных во множестве копий в клетке, что облегчает амплификацию ДНК) обычно ниже, чем ядерного, и оптимальные участки пока не найдены. Для работ на видовом уровне пока чаще всего используются некодирующие участки (что влечет свои сложности из-за обилия делеций и инсерций) – ядерные ITS, а также хлоропластные интроны и спейсеры, (*rpl16, rps16, rpoC1, trnK, trnL , trnL-trnF, trnT-trnL, atpB-rbcL, psbA-trnH*). Вариабельность ITS1 и 2 оказывается, как правило, выше, чем любого из ныне используемых хлоропластных участков, и он остается самым употребляемым. По некоторым оценкам, в хлоропластных геномах есть и более вариабельные участки, еще не использовавшиеся в молекулярной филогенетике (Shaw et al., 2007). Ценную информацию могут дать низко-копийные и тем более уникальные ядерные гены, и уже получены хорошие результаты с некоторыми из них (напр., Doust et al., 2007). Однако такие гены невозможно выделить из гербарного материала, что ограничивает их широкое использование. К настоящему времени предложено три варианта наборов последовательностей в качестве кандидатов на то, чтобы стать ДНК-штрихкодами: 1) *rpoC1*, *rpoB*, *matK*; 2) *rpoC1*, *matK*, *trnH-psbA*; 3) *matK*, *trnH-psbA* (Chase et al., 2007; Lahaye et al., 2008), однако требуются дополнительные исследования, так как каждый из этих участков по отдельности не дает достаточного разрешения в тех или иных группах растений, и их сочетание часто не повышает его.

Хлоропластные участки и ITS можно амплифицировать из образцов, собранных много лет назад (100 лет, а иногда и более, если они были должным образом высушены). Это позволяет собрать возможно более полную выборку, иногда включая и типовые образцы. Представляют интерес и образцы, собранные до того как многие районы подверглись интенсивным антропогенным изменениям, с их помощью можно прослеживать судьбу и эволюцию популяционного состава некоторых видов, в том числе инвазивных. Возможность сразу взять в исследование сотню образцов и более позволяет эффективно работать с крупными родами, выделяя клады близородственных видов, котоые могут составить основу для дальнейших исследований. Это особенно ценно в тех нередких случаях, когда крупные роды представляют более научный чем практический интерес и давно не проводилось их монографическое изучение. В работах последних лет последовательности ДНК дали свидетельства в пользу широкого или узкого понимания того или иного вида во многих группах растений, например, *Alisma plantago-aquatica* (Jacobson, Hedrén, 2007), *Lilium carniolicum* (Rešetnik et al., 2007) и других.

Работа подготовлена в соответствии с исследованиями, проводимыми по программе «Динамика генофондов» и поддержанными Российским фондом фундаментальных исследований (проект №06-04-48399)

Литература

Скворцов А.К. Основные этапы развития представлений о виде // Бюлл. МОИП Отд. биол. 1967. Т.72. №5. С.11–27.

Chase M.W., Cowan R.S., Hollingsworth P.M. et al. // A proposal for a standardised protocol to barcode all land plants // Taxon 2007. Vol.56. №2. P. 295–299.

Cronn R., Wendel J.F. Cryptic trysts, genomic mergers, and plant speciation // New Phytologist 2003. Vol.161. P.133–142.

Doust A.N., Penly A.M., Jacobs S.W.L., Kellogg E.A. Congruence, conflict, and polyploidization shown by nuclear and chloroplast markers in the monophyletic ‘‘bristle clade’’ (Paniceae, Panicoideae, Poaceae) // Syst. Bot. 2007. Vol. 32. №3. P. 531–544

Grund H.H., Kjølner S., Rieseberg L.H., Brochmann C. High biological species diversity in the arctic flora // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 2006. Vol.103. №4. P.972–975.

Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2005. Vol.23. №2. P.254–267.

Jacobson A., Hedrén M. Phylogenetic relationships in *Alisma* (*Alismataceae*) based on RAPDs, and sequence data from ITS and trnL // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 265. №1. P. 27–44.

Lahaye R., van der Bank M., Bogarin D. et al. DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 2008 doi_10.1073_pnas.0709936105

Little D.P., Stevenson D.Wm. A comparison of algorithms for the identification of specimens using DNA barcodes: examples from gymnosperms // Cladistics 2007. Vol.23. №1. P.1–21.

Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // Trends Ecol. Evol. 2005. Vol. 20. №5. P.229–237.

Rešetnik I., Liber Z., Satović Z., Cigić P., Nikolić T. Molecular phylogeny and systematics of the *Lilium carniolicum* group (*Liliaceae*) based on nuclear ITS sequences // Plant Syst. Evol. 2007. Vol. 265. №1. P. 45–58.

Rieseberg L.H., Wood T.E., Baack E. The nature of plant species // Nature 2006. Vol.440. P.524–427.

Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. № 3. P. 275–288.

ФИЛОГЕНИЯ РОДА POLYGONUM L. S.STR. НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ITS1-2 ЯДЕРНОЙ РДНК

Юрцева О.В.[1], Боброва В.К.[2], Войлокова В.Н. [3], Троицкий А.В.[2]

[1]Москва, Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова
[2]НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова
[3]ГБС им. Н.В. Цицина РАН

Род *Polygonum* L. s. str. насчитывает около 80 видов, широко распространенных в умеренных областях Северного полушария, отчасти — в областях с субтропическим климатом. Для территории бывшего СССР приводят около 60 видов (Комаров, 1936, Цвелев, 1989б, 1996, Черепанов, 1995), для Европы — около 30 (Webb, Chater, 1964; Akeroyd, Webb, Chater, 1993; Цвелев, 1996), для Северной Америки — 33 (Costea et all, http:// www.eflora.org), для Китая — 16 (Anjen Li et all, 2003). Хотя на территории бывшего СССР род *Polygonum* уже не раз был предметом таксономического изучения, состав таксонов и филогенетические отношения видов не вполне ясны. На территории Евразии наиболее обширна секция *Polygonum*, которую В.Л. Комаров (1936) разделил на 8 рядов, а Н.Н. Цвелев — на 10 подсекций, выделив из нее секции *Corrigioloides*, *Paronichioides* и *Plebeja* (Цвелев, 1979, 1987, 1989а, б, 1996, 1989). Таксономия и филогенетические связи многих видов из Средней Азии требуют уточнения (Байтенов, Павлов, 1960; Чукавина, 1971; Бородина, 1989), особенно в связи с близостью *Polygonum* к роду *Atraphaxis* (Frye, Kron, 2003). В Северной Америке растут представители секций *Polygonum* и *Duravia*, последние близки к роду *Polygonella* (L.-P. Ronse Decraene et al. (2004).

Наши данные представляют предварительные результаты молекулярно-филогенетического исследования рода *Polygonum* L. s. str. на основании изучения нуклеотидного полиморфизма ITS1-2 ядерной рДНК у 95 образцов 55 видов рода *Polygonum* L. s.str., преимущественно из секции *Polygonum*. С целью определения степени генетической гетерогенности рода *Polygonum* L. s.str. проведен анализ нуклеотидного полиморфизма внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS1, ITS2), а также гена 5,8S рРНК. При построении филогенетических деревьев использованы два набора: 77-704, включающий 77 образцов, и 99-704, включающий 99 образцов, из них 4 вида из рода *Persicaria*. Набор 77-704 получен из набора 99-704 исключением образцов/видов предположительно гибридной природы. Хотя увеличение числа анализируемых таксонов в общем случае увеличивает надежность филогенетических реконструкций, оно может и понижать ее при включении в анализ видов (образцов) с нестабильным положением в деревьях, построенных разными методами и/или имеющих слабую поддержку. Можно ожидать, что исключение таких образцов из рассмотрения повысило бы общую надежность филогенетической реконструкции.

В качестве внешней группы использованы *Persicaria hydropiper, P. virginiana, P. filiforme, P. neophiliforme*. Длина выравниваний составляла 704 позиции. У видов *Persicaria* участки ITS1-2 имеют несколько протяженных вставок, исключение этих видов приводит к уменьшению длины выравниваний до 654 позиций (наборы 73-654 и 95-654). Набор 73-654 имеет 158 вариабельных позиций, из которых 96 парсимонно информативны; усредненный нуклеотидный состав последовательностей – 13,7%T, 35,4%C, 20,6%A, 30,3%G.

Филогенетические деревья по ITS1-2 были построены: 1) методом объединения соседей NJ и оценкой статистической поддержки узлов методом бутстрепа (программа TREECON v.1.3b); 2) методом максимальной экономии MP программой TNT v.1.1 с учетом пробелов и с оценкой поддержки узлов методом джекнайфа и по индексу Бремера и 3) байесовским анализом BA с помощью программы MrBayes v.3.1.1.

Топологии деревьев, построенных разными методами и для двух наборов данных, согласуются в областях с хорошей поддержкой. Наиболее высокую поддержку имеет дерево BA 77-704 (рис.), в нем 7 внутренних узлов имеют поддержку (апостериорную вероятность) <40%, увеличение числа образцов в дереве BA 99-704 (не представлено) увеличивает число таких узлов до 12. MP деревья в целом наименее разрешены, при этом хорошего соответствия в оценке надежности реконструкции по значениям джекнайф поддержки и индекса Бремера не наблюдается. Однако базальная часть дерева MP 77-704 (*P. alpestre, P. toktogolicum, P. atraphaxiforme, P. douglasii*) имеет более высокую поддержу, чем в BA деревьях, имеющих в этой части иной порядок ветвления. Это позволяет в данном случае отдать предпочтение топологии MP дерева.

Суммируем результаты филогенетических реконструкций. Представители рода *Polygonum* L. s.str. образуют кладу со 100% поддержкой, что подтверждает значительное генетическое единство внутри группы видов, принадлежащих к роду *Polygonum* L. s.str. Базальное положение в ней занимает града: 1) *P. atraphaxiforme* и *P. toktogulicum*, кустарнички с кожистыми листьями и крупными околоцветниками, внешне близкие к *Atraphaxis*; 2) однолетник *P. douglasii* из секции *Duravia* с повислыми цветками и гладкими глянцевыми плодами; 3) многолетник *P. alpestre* из подсекции *Alpestria* секции *Polygonum* (Цвелев, 1989а), заслуживающей более высокого ранга. Дистальнее со 100% поддержкой отходит большая клада, объединяющая преимущественно однолетние виды секции *Polygonum*. В ее основании одной или двумя группами отходят североамериканские виды: 1) *P. sawatchense* и *P. erectum* (90–100% поддержка) и 2) *P. buxiforme, P. achoreum, P. ramosissimum* (поддержка 69–85%). Для этой группы видов характерна сизая или желтоватая окраска, крупные овальные или ланцетные листья, желтовато-зеленый околоцветник, обычно скрывающий трехгранный

гладкий, папиллозный или шероховатый плод. Их можно выделить в особую секцию или включить в состав секции *Polygonum*.

Обширная клада, отходящая выше с поддержкой от 93 до 100%, объединяет однолетние виды, относящиеся по Н.Н. Цвелеву к секции *Polygonum*. Исключение составляют 2 образца *P. acerosum*, что требует уточнения их видовой принадлежности.

Положение на деревьях всех прочих видов в целом согласуется с системой секции *Polygonum* рода *Polygonum* (Цвелев, 1979, 1987, 1989а, б, 1996). На BA и NJ деревьях самую высокую поддержку (94–100%) имеют субклады, соответствующие подсекциям *Maritima* (*P. maritimum, P. oxyspermum* и др.), *Setosa* (*P. luzuloides*), *Patula* (*P. patulum, P. prolificum* и др.). К последней близки представители подсекции *Acetosa.* К субкладам *Patula* и *Acetosa* примыкают *P. arenarium* и большинство образцов *P. argyrocoleon* из подсекции *Arenaria*, *P. floribundum* из подсекции *Floribunda*. Небольшая степень морфологических различий этих групп соответствует их генетической близости.

На NJ и BA деревьях в один обширный кластер, хотя и поддержкой менее 50%, входят *P. aviculare, P. arenastrum, P. calcatum, P. monspeliense, P. neglectum, P. agrestinum, P. boreale* и другие виды подсекции *Polygonum.* В пределах данного кластера хорошо обособлены американские и евразийские виды подсекции *Humifusa* с широкими раструбами почти без жилок, с 5 тычинками и полупрозрачным околоцветником. В пределах подсекции *Polygonum* вместе группируются образцы *P. equisetiforme* и *P. balans*ae, близкие к *P. aviculare* по структуре ITS1-2. Следует отметить, что в пределах данной клады образцы группируются не столько по видовой принадлежности, сколько по регионам (Скандинавия, Поволжье, Приморье). Видимо, дифференциация на мелкие виды (расы) шла параллельно и независимо в разных участках обширного ареала данной группы.

Один из образцов *P. salsugineum* (P. sals. VS-6) из подсекции *Salsuginea* занимает на NJ и BA-деревьях весьма обособленное положение, что согласуется с морфологической обособленностью вида: у него желтый околоцветник, ланцетные плоды, линейные листья, трубчато-воронковидные раструбы. Второй образец *P. salsugineum* из того же места в деревьях из 99 последовательностей оказался среди образцов *P. aschersonianum* и *P. arenastrum*, а в деревьях из 77 последовательностей попал в группу родства *P. aviculare*. Очевидно, что в образовании этого скрытого гибрида, морфологически неотличимого от *P. salsugineum*, как и в образовании *P. aschersonianum*, приняли участие не только *P. salsugineum* и *P. patulum*, как это было показано ранее методами RAPD и ISSR-анализа (Войлокова и др., 2006), но и *P. aviculare* L. s.l.

На возможное гибридогенное и политопное происхождение ряда других таксонов при участии представителей разных подсекций указывает положение их разных образцов в разных кладах на дереве 99-704. Примерами служат образцы *P. rurivagum* (Тува и Уссурийск), *P. neglectum* (Ленинград, Тува и Приморье), оказавшиеся, соответственно, в кладах *Polygonum* и *Patula*; образцы *P. raii* subsp. *norvegicum* (*P. norvegicum,* Белое море, Титовка) и P. raii subsp. *raii* (*P. raii,* Великобритания), оказавшиеся в кладах *Polygonum* и *Maritima; P. patuliforme* из подсекции *Polygonum*, оказавшийся в кладе *Patula*.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект 06-04-48701).

Литература

БайтеновВ. М., Павлов Н. В. Род *Polygonum* L. // Флора Казахстана. Т. 3. Алма-Ата, 1960. С. 147–176.

Бородина А. Е. Polygonaceae Juss. // Растения Центральной Азии. По материалам Ботанического института им. В.Л.Комарова. Вып. 9. Л., 1989. С. 77–130.

Войлокова В.Н., Юрцева О. В., Боброва В. К., Троицкий А. В. Генетическая гетерогенность *Polygonum salsugineum*, *P. aschersonianum*, *P. patulum*, *P. aviculare* и *P. arenastrum* в связи с межвидовой гибридизацией // Роль Ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира азиатской России: настоящее и будущее. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 60-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 17——июля 2006 г.). Новосибирск. 2006. С. 60–62.

Комаров В. Л. Род *Polygonum* L.s.l. // Флора СССР. М., Л.: 1936. Т. 5. С. 594–701.

Цвелев Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в Европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Т. 15. Л.: 1979. С. 128.

Цвелев Н. Н. Заметки о Polygonaceae во Флоре Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л., 1987. Т. 24. С. 72—79.

Цвелев Н. Н. Род *Polygonum* L. sensu lato(*Polygonaceae*) на Кавказе // Новости систематики высших растений. Л., 1989а. Т. 26. С. 63—73.

Цвелев Н. Н. Polygonum L. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1989б. Т. 4. С. 103—117.

Цвелев Н. Н. Polygonum L. // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: «Мир и семья –95», 1996. С. 136—150.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). С.-Петербург, «Мир и семья-95», 1995. 989 с.

Чукавина А. П. Род *Polygonum L.*. Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 2. Ташкент, 1971. С. 201—220.

Akeroyd J. R., Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. T.1. 2 ed. Cambridge, 1993. P. 91—97.

Anjen Li, Grabovskaya-Borodina A.E., Hong S.-P., McNeil J., Park C.-W. Polygonum L. // Flora of China, 2003. Vol. 5. P. 278—315.

Costea M., Tardif F.J., Hinds H. R. Polygonum L. // Flora of North America. http:// www.eflora.org

Frye A.S.L., Kron K.A. rbcL Phylogeny and Character Evolution in Polygonaceae // Systematic Botany, 2003. Vol. 28., N 2. P. 326—332.

Ronse Decraene L.-P., Hong S.-P., Smets E. What is the taxonomic status of *Polygonella*? Evidence from floral morphology // Ann. Missouri Bot. Gard. 2004. 91: 320—345.

Webb D. A., Chater A. O. Polygonum L. // Flora Europaea. T.1. Cambridge, 1964. P. 76—80.

С Е К Ц И Я

ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

П О Д С Е К Ц И Я

СИСТЕМАТИКА

ПРОБЛЕМЫ ТИПИФИКАЦИИ ОРЛЯКА

Гуреева И.И. [1], Page C.N. [2]

[1]Томск, Томский государственный университет
[2]Penryn, UK,University of Exeter in Cornwall

В настоящее время нет единого мнения об объеме рода *Pteridium* (L.) Kuhn. R.M. Tryon (1941), который одним из первых провел ревизию *Pteridium* в мировом масштабе, признавал, что род представлен одним видом – *P. aquilinum* с 2 подвидами и 8 разновидностями, хотя примерно в это же время высказывалось мнение и о многовидовой структуре рода (Ching, 1940; Copeland, 1947). В настоящее время многовидовая структура рода признается для мировой флоры. В частности, для Южного Полушария приводятся *P. caudatum* (L.) Maxon, *P. arachnoideum* (Kaulf.) Maxon (Центральная и Южная Америка), *P. esculentum* (Forster f.) Cockayne (Австралия, Новая Зеландия, Фиджи, Новая Каледония), *P. semihastatum* (N. Wallich ex J.G. Agardh) S.B. Andrews (тропическая Азия и Австралия), *P. revolutum* (Blume) Nakai (Австралия, Южный Китай, Южная Индия, юг Юго-Восточной Азии, Индонезия) (Brownsey, 1989; Thomson, Alonso-Amelot, 2002). Для Северного полушария преобладающей является точка зрения о распространении здесь одного вида – *P. aquilinum* (L.) Kuhn, в пределах которого выделяется ряд подвидов (Thomson, 2004), хотя в разное время для этой территории, наряду с *P. aquilinum*, приводились и приводятся в качестве самостоятельных видов *P. tauricum* (C. Presl) V. Kreczetovicz (Кавказ, Закавказье) (Гроссгейм, 1939), *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries (Северная и Восточная Европа, внетропическая Азия, Северная Америка) (Цвелёв, 2005), *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill. (Шотландия и Сев. Евразия) (Page, Mill, 1995a, b; Гуреева, Пейдж, 2005, 2007).

Проблемы таксономии орляка не в последнюю очередь связаны с проблемами его типификации. R.M. Tryon (1941) из всех цитат, приведенных К. Линнеем в «Species plantarum» (Linnaei, 1753: 1075), избрал в качестве типа для базионима *Pteris aquilina* рисунок из книги L. Fuchs'a (Fuchsio, 1542): «*Filix femina*» in Fuchs, Hist. Stirp., 596, 1542», ссылаясь на то, что в 1753 г. К. Линней не имел образца *Pteris aquilina* в своем гербарии. Вместе с тем, первой ссылкой, поставленной К. Линнеем после полиноминала, к которому относится эпитет «*aquilina*», является ссылка на «Hortus Cliffortianus» – «Hort. Cliff. 473». Известно, что в 1735–1737 гг. К. Линней работал в саду Hartecamp у бургомистра Амстердама G. Clifford'a, где ему было поручено описать и классифицировать коллекцию как по живым растениям, так и по гербарным образцам, итогом чего стал труд «Hortus Cliffortianus» (Linnaeo, 1737). На с. 473 этого труда приведен род *Pteris*, а полиноминал «*Pteris fronde supra-decomposita, foliolis pinnatis, pinnis lanceolatis: infimis pinnatifidis; superioribus minoribus*», соответствующий *Pteris aquilina* в «Species Plantarum» (Linnaei, 1753) приведен в пункте 6. Этот же полиноминал приведен позже во «Flora Suecica» (Linnaeus, 1745, пункт 843), где Линней впервые ссылается на «Hortus cliffortianus, 473». В свою очередь, ссылка на «Flora Suecica» появляется в «Species plantarum» (Linnaei, 1753) после ссылки на «Hortus cliffortianus, 473». Поэтому в дальнейшем, работы по типификации орляка основывались на гербарии «Hortus Cliffortianus». В настоящее время эта историческая коллекция хранится в Гербарии Музея Естественной истории (BM, Лондон). В этой коллекции номером 473, на который ссылается К. Линней (Linnaei, 1753), помечено 2 экземпляра «473 Pteris 6?» и «473 Pteris 6» (сейчас они пронумерованы как BM000647565 и BM000647566 соответственно).

В 1964 г. M.-L. Tardeu-Blott называет в качестве лектотипа *Pteridium aquilinum* образец «473 Pteris 6», не уточняя однако, какой из двух экземпляров имеется в виду – «473 Pteris 6?» или «473 Pteris 6». В 1980 г. образец «473 Pteris 6?» (BM000647565) был избран B. Parris как лектотип *Pteris aquilina*, о чем свидетельствует этикетка, но как замечают E. Sheffield с соавторами (1989), этот выбор не был надлежащим образом опубликован, поэтому это делают они в цитированной работе. Эти же авторы считают, что наличие гербарного материала, который наверняка использовал К. Линней, делает незаконным избрание рисунка Fuchs'a в качестве лектотипа. Другой экземпляр, «473 Pteris 6» (BM000647566), собранный в Северной Америке и помеченный Gronovius'ом «Ex Nova Anglia […] D. Du Bois 5136», по мнению E. Sheffield с соавт. (1989), представляет «типичный материал с этой территории», т. е., как замечают C.N. Page и R.R. Mill (1995b), принадлежит скорее всего к *P. latiusculum*, который там обычен.

J.A. Thomson (2004), подробно обсуждая проблемы типификации орляка, пишет, что, поскольку выбор экземпляров из Hortus Cliffortianus «473 *Pteris* 6» неоднозначен, из 2 имеющихся экземпляров этого гербария BM000647565 и BM000647566 следует выбрать первый как более соответствующий линнеевскому указанию в «Species plantarum» (1753): «*Habitat in Europae sylvis, praesertim caeduis*». В результате, из 2 имеющихся образцов J.A.

Thomson избирает образец «Hortus Cliffortianus 473 *Pteris* 6? (BM000647565)» в качестве эпитипа для поддержки рисунка L. Fuchs'a («Filix femina, Fuchs, Historiae Stirpium: 596, misprinted 569, 1542») как лектотипа. Этот образец соответствует таксону, обитающему в средних широтах континентальной Европы, в Центральной и Южной Британии.

В 2007 г. нам удалось просмотреть и сравнить имеющиеся материалы по типификации орляка. Упоминавшийся рисунок Fuchs'a (Fuchsio, 1542), помещенный на с. 596 (страница помечена как 569, что является опечаткой), представляет собой иллюстрацию к описанию «Filix-foemina» на с. 597 этого труда. Рисунок выполнен без детализации признаков и по нему довольно трудно составить представление о том, какой таксон имеется в виду, хотя на нем, несомненно, изображен орляк.

Что касается образцов из «Hortus Cliffortianus», гербарный образец BM000647566 относится, скорее всего, к *P. latiusculum*, поскольку собран в Северной Америке, где этот вид обычен. На гербарном листе смонтирована верхняя часть не вполне развернувшейся вайи. Гербарный образец BM000647565 смонтирован из трех частей, одна из которых представляет собой верхнюю часть вайи, две других – перья не из одной пары, возможно из средней части вайи, скорее всего, молодого (по возрасту) растения. Но, в любом случае, по этим частям вайи можно судить о том, что гербарный образец представляет таксон, распространенный в средних широтах Европы, а именно, *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* (sensu C.N. Page, R.R. Mill, 1995b).

Существовало мнение о том, что К. Линней не имел образца орляка в своем гербарии (Tryon, 1941). На самом деле в линнеевской коллекции имеется ряд гербарных образцов орляка, которые сейчас хранятся в Линнеевском обществе (LINN, Лондон). Среди них есть образец, представляющий, на наш взгляд, среднеевропейский таксон – № 1251.71, и образец, представляющий североевропейский таксон – № 1246.13, причем именно на последнем имеется четко написанное название *Pteris aquilina*. Очевидно, что Линней не различал эти таксоны, объединяя их под названием *Pteris aquilina,* но очевидно и то, что он хорошо знал орляк, вероятно, из его родной Швеции, поскольку во всех цитированных работах он дает довольно точную информацию о его экологии: «*Crescit in sterilibus desertis sylvis, ubi terra exusta, frequens per Europam extra circulum arcticum, intra vero nulla*» [Произрастает в стерильных бесплодных лесах, на земле после пожара, обычен в Европе вне Полярного Круга, внутри которого вообще отсутствует] (Hortus Cliffortianus, с. 473, Pteris 6: Linnaeo, 1737); «*Habitat in sylvis praeustis exaridis frequens*» [Обитает часто в горелых сухих лесах] (Flora Suecica, 843: Linnaeus, 1745); «*Habitat in Europe sylvis, praesertim caeduis*» [Растет в лесах Европы, особенно, подходящих для рубки] (Species plantarum, с. 1075: Linnaei, 1753). В этих формулировках указана такая важная особенность орляка, а именно североевропейского и североазиатского, расти в светлых редких лесах, на вырубках и гарях. Первое название (полиноминал) было дано в ранней работе К. Линнея (Linnaeo, 1737), впоследствии он лишь присоединил к этому полиноминалу «тривиальное название» (биноминал), не меняя характеристики (Linnai, 1753). C.N. Page и R.R. Mill (1995b) предположили, что К. Линней, хорошо знавший орляк, растущий в Скандинавии, явно упустил из виду значимость отличий, которые существуют между орляком, обычным в Скандинавии, и орляком, обычным в Средней и Южной Европе, который он видел лишь в молодости, еще неопытным ботаником. Поэтому, хотя, по-существу правильнее было бы избрать в качестве лектотипа *Pteris aquilina* L. (= *Pteridium aquilinum*) образец из линнеевского гербария 1246.13 (LINN), формально правильным является избрание в качестве лектотипа образца из Hortus cliffortianus (BM BM000647565), на основе которого было дано «первоописание». То есть, согласно принятой на настоящий момент типификации, линнеевский эпитет *aquilinum* остается за орляком, распространенным в средних широтах Европы, но отсутствующим (или редким) в северных районах Европы и в Северной Азии, хотя высказывались мысли о том, что логичнее было бы оставить эпитет, данный К. Линнеем, за видом, широко распространенным на его родине, в Швеции [то есть за *P. pinetorum* sensu C.N. Page (Page, Mill, 1995a, b), или *P. latiusculum* sensu H.H. Цвелёв – И.Г.] (Page, Mill, 1995b; Цвелёв, 2005). Но, как справедливо замечают C.N. Page и R.R. Mill (1995b, с. 241), лектотипификация, основанная на образце из Hortus cliffortianus, важна для номенклатурной стабильности, так как сохраняет использование эпитета *aquilinum* для орляка, который хорошо знаком большинству европейских ботаников, исключая таковых в Скандинавии и Восточной Европе. Вслед за ними, H.H. Цвелёв (2005, с. 893), считающий, что необходимо выбрать в качестве неотипа один из шведских экземпляров, признает, что «на такую замену вряд ли согласятся западноевропейские авторы».

Североевропейский орляк, как и орляк, растущий на обширных пространствах Восточной Европы и Сибири, долгое время относили к *Pteridium aquilinum*. Орляк того же морфотипа (морфотип «latiusculum» по: Thomson, 2004) был описан C.N. Page и R.R. Mill (1995a) из Шотландии в качестве самостоятельного вида («full species») *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill (тип: Scotland, E Inverness-shire, Rothiemurchus Forest near Loch an Eilein, G.R. NH 896092, 4 June 1983, C.N. Page 17049; голотип E, изотипы ABD, GL, PTH). Мы считаем, что ареал этого вида охватывает значительные территории в пределах Северной Евразии – Шотландию, Скандинавию, на юг – до Германии и Польши, большую часть России, включая Сибирь. В пределах этого ареала выделяется ряд таксонов подвидового уровня: subsp. *pinetorum*, обитающий в Шотландии, в континентальной Европе – в Скандинавии, на юг – до Польши и Германии, и описанный нами (Гуреева, Пейдж, 2005) subsp. *sibiricum* Gureeva et C.N. Page (тип: окрестности г. Новосибирска, сосновый лес с орляковым покровом.

19.08.2004. И.И. Гуреева; голотип, паратип ТК), ареал которого охватывает Сибирь, преимущественно южнее 60° с.ш., и север Европейской России. К этому же виду был отнесен и subsp. *osmundaceum* (Christ) C.N. Page (Page, Mill, 1995a), описанный первоначально как разновидность *P. aquilinum* var. *osmundaceum* Christ.

Литература

Гроссгейм А.А. Сем. 1. *Polypodiaceae* R.Br. – Папоротниковые // Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. С. 5–43.

Гуреева И.И., Пейдж К.Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Сист. зам. по мат. Гербария им. П.Н. Крылова при Том. гос. ун-те. Томск, 2005. № 95. С. 18–26.

Гуреева И.И., Пейдж К.Н. К систематике *Pteridium* в евросибирском регионе // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2007. С. 97–98.

Цвелёв Н.Н. Род орляк (*Pteridium, Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 6. С. 891–896.

Brownsey P.J. The taxonomy of bracken (*Pteridium*: *Dennstaedtiaceae*) in Australia // Aust. Sist. Bot. 1989. Vol. 2. C. 113–128

Ching R.C. On the natural classification of the family «*Polypodiaceae*» // Sunnyatsenia. 1940. Vol. 5. P. 201–268.

Copeland E.B. Genera filicum, the genera of ferns. New-York, 1947. 247 p.

Fuchsio L. De Historia Stirpium Commentarii Insignes. Basileae: Officina Isingriniana, Anno Christi. 1542. 896 p.

Linnaeo C. Hortus cliffortianus. Amstelaedaemi: Verlag von J. Cramer, 1737. 502 p.

Linnaeus C. Flora Suecica. Stockholmiae: Laurentii Salvii, 1745. 420 p.

Linnaei C. Cryptogamia Filices // Species plantarum. Ed. 1. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1753. T. II. P. 1061–1099.

Page C.N., Mill R.R. Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Bot. J. Scotland. 1995a. Vol. 47. P. 139–140.

Page C.N., Mill R.R. The taxa of Scottish bracken in a European perspective // Bot. J. Scotland. 1995b. Vol. 47. P. 229–247.

Tardeu-Blot M.-L. Pteridium // Flore du Cameroun. 3. Pteridophytes. Paris: Museum National d'Histoire Naturelle. 1964. P. 96–97.

Thomson J.A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. 2004. Vol. 10, № 4. P. 793–803.

Thomson J.A., Alonso-Amelot E. Clarification of the taxonomyc status and relationship of *Pteridium caudatum* (*Dennstaedtiaceae*) in Central and South America // Bot. J. of the Linn. Soc. 2002. Vol. 140. P. 237–248.

Tryon R.M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. № 505. P. 1–70.

Sheffield E., Wolf P.G., Haufler C.H., Ranker T., Jermy A.C. A re-evaluation of plants reffered to as *Pteridium herediae* // Bot. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 99. P. 377–386.

ЕСТЕСТВЕННАЯ И ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В КОМПЛЕКСЕ *SAXIFRAGA CERNUA* L. – *S. SIBIRICA* L. (СЕМ. *SAXIFRAGACEAE*) НА УРАЛЕ

Дымшакова О.С.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Значение гибридизации как фактора увеличения биологического разнообразия в природе достаточно велико. Это довольно широко распространенное и значимое явление в жизни растений. По разным оценкам от 22% до 50% цветковых растений образовалось путем гибридизации. В то же время это достаточно редкое событие для животного мира (Грант, 1980; Albert et al., 1997; Marhold et al., 2002).

Род *Saxifraga* (сем. *Saxifragaceae*) насчитывает по разным оценкам около 350–370 видов. Отмечено, что эколого-морфологическое и таксономическое разнообразие данного рода в значительной степени обусловлено гибридизацией. Из литературных источников известно, что в природе часто встречаются гибриды между различными видами камнеломки. По данным D. Webb и R. Gornall (1989), гибридизация в роде обычно отмечается между видами, относящимися к одной секции или подсекции. Примеров межсекционных и тем более межподродовых естественных гибридов известно мало (Жмылев, Разживин, 2000).

Так, на Урале были описаны гибридные популяции *Saxifraga cernua* L. × *S. sibirica* L. (Капралов, 2004). Камнеломка поникающая (*Saxifraga cernua* L.) и камнеломка сибирская (*S. sibirica* L.) – многолетние травянистые арктоальпийские растения сем. *Saxifragacea*e. *Saxifraga cernua* – типичный арктоальпийский вид с непрерывным циркумполярным ареалом в тундровой зоне и изолированными популяциями в высокогорьях Северного полушария (Скиткина, 1978; Ребристая, Юрцев, 1984). Камнеломка поникающая – кистекорневой травянистый поликарпик. Генеративные побеги одиночные, 10–35 см высотой, прямые, в верхней части слабо ветвящиеся или простые, равномерно олиственные, несущие в пазухах листьев от одной до 20–35 вегетативных диаспор (пропагул), состоящих из почки и двух мясистых черешков недоразвитых листьев. Как правило, генеративный побег несет один цветок, но встречаются побеги

без цветков или несущие несколько цветков. Семена мелкие, с маленьким зародышем. Хромосомные числа, обнаруженные на Урале для К. поникающей, 2n=24, 36, 48, соответственно тета-, гекса- и октоплоид (Капралов, 2004)

Несмотря на то, что *S. cernua*, как правило, цветет обильно, в большинстве популяций семена вызревают крайне редко или не образуются вовсе, хотя экспериментальные данные свидетельствуют о достаточно высоких потенциальных возможностях семенного размножения (Wehrmeister, Bonde, 1977; Brochmann, Hapnes, 2001). Воспроизводство и широкое расселение данного вида обеспечивается вивипарией, т. е. образованием выводковых почек в пазухах стеблевых листьев. Выводковые почки могут прорастать на материнском растении или опадать, и распространятся подобно семенам. Семенное размножение в большинстве популяций *S. cernua* возможно в отдельные годы с благоприятными климатическими условиями (Скиткина, 1978).

В горах встречается на мелкокаменистых россыпях и осыпях, по берегам горных рек и ручьев, на влажном мелкоземе, на замшелых камнях. В тундровой зоне растет по берегам рек и ручьев, на влажных скалах, но иногда и в относительно сухих местообитаниях, где находится в угнетенном состоянии и образует мало выводковых почек.

Saxifraga sibirica (камнеломка сибирская) – родственный К. поникающей вид, с обширным ареалом, простирающимся от островов Эгейского моря, через горы Болгарии, Турции, Кавказ, северный Иран к горным системам Центральной Азии, Алтая, южной Сибири, Монголии и северного Китая, западным Гималаям. На Урале есть небольшой изолированный участок ареала данного вида, видимо, реликтового происхождения. Здесь вид распространен главным образом в предгорьях и долинах рек западного склона Южного Урала в интервале 53–55°с.ш. (Горчаковский, 1969).

Камнеломка сибирская – кистекорневой травянистый поликарпик с полурозеточными побегами. Генеративные побеги длиной 10–20 см, обычно сильно ветвятся и несут от одного до 10 цветков. Семена мелкие с маленьким зародышем. Как правило, цветет обильно, размножается только семенами. Хромосомное число 2n=16, диплоид (Капралов, 2004).

На Среднем Урале ареалы *Saxifraga cernua* и *S. sibirica* перекрываются, и формируется гибридная зона. В данном регионе произрастают растения с промежуточной морфологией: имеют слабо разветвленный побег с цветками и пропагулами. Растения обильно цветут и дают жизнеспособные семена. Генетический анализ (AFLP) подтвердил гибридное происхождение (*S. cernua* × *S. sibirica*) этих среднеуральских растений (Капралов, 2004).

В качестве модели для изучения гибридизации нами были выбраны популяции комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L.

Целью данной работы является проведение искусственного скрещивания между двумя видами камнеломки и сравнение репродуктивных и кариологических параметров у гибридов естественного и искусственного происхождения для изучения гибридизации между двумя видами с разной плоидностью.

В качестве растения-донора использовали растения с полностью раскрывшимися цветками и растрескавшимися пыльниками. Цветки опыляемого растения предварительно кастрировались на стадии бутона и далее на цветки надевали изолятор для исключения случайного перекрестного опыления. Опыление проводили однократно после раскрывания рыльца пестика.

Было проведено 84 скрещивания двух видов камнеломки, успешными оказались 39 (46,43%). В результате были получены гибридные растения, имеющие как промежуточный морфологический облик, сходный со среднеуральскими растениями естественного гибридного происхождения, так и похожие на одного их родителей. Ранее был проведен морфологический анализ листьев для родительских групп и растений гибридного происхождения. По комплексу определенных признаков группы растений значимо отличались друг от друга, тогда как по отдельным признакам значимых различий не наблюдалось (Дымшакова, 2007).

Для измерения уровня плоидности использовали проточную цитометрию, зная уровень плоидности и число хромосом родительских растений. Для гибридных растений особенно часто определялся уровень плоидности 3х, и реже 4х, как у *S. cernua.* (табл.).

В качестве репродуктивных признаков использовали количество цветков и пропагул на генеративный побег как потенциальную оценку семенного и вегетативного размножения соответственно. По данным признакам гибридные растения занимают чаще всего промежуточное положение, но встречаются и похожие на одного их родителей (например, группы 2, 3, 5, 8). Растения естественного гибридного происхождения имеют промежуточные значения (Капралов, 2004).

Фертильность пыльцы у искусственных гибридов достаточно низкая, по сравнению с родительской. Хотя в группе 5, где гибриды имеют уровень плоидности 4х, фертильность пыльцы достаточно высокая (95,30±3,71). Исключением является группа 6, где фертильность родителей достаточно низкая (64,5 и 54,2% соответственно), а у гибрида высокая 93,8±0. Для среднеуральских растений отмечена высокая фертильность пыльцы от 89 до 95% (Капралов, 2004).

Родительские и гибридные растения	N	уровень плоидности	Отн. содержание ДНК	Кол-во цветков на побег (шт.)	Кол-во пропагул на побег (шт.)	Ферт. пыльцы (%)
S. sibirica 1	1	2x	206	10	0	91,8
S. cernua 1	1	4x	401	1	140	77,5
S. cern. 1× *S. sib*. 1	7	3x, 4x	281–400	2,29±1,38	79,29±43,06	11,96±6,48
S. sibirica 2	1	–		9	0	96
S. cernua 2	1	4x	400	1	122	83,9
S. cern. 2 × *S. sib.* 2	7	3x, 4x	291–400	7,50±6,19	130,6±109,51	17,02±3,71
S. sibirica 3	1	–		4	0	94,8
S. cernua 3	1	4x	389	1	102	70,6
S. sib.3 × *S. cern*.3	5	3x	274–311	3,73±4,03	86,75±63,75	17,88±5,59
S. sibirica 4	1			8	1	–
S. cernua 4	1	4x	396	1	141	72,2
S. sib. 4 × *S. cern*. 4	10	3x	252–311	2,50±3,12	55,63±38,49	36,69±23,54
S. sibirica 5	1	2x	199	10	0	93,5
S. cernua 5	1	4x	401	1	138	89,2
S. sib.5 × *S. cern*.5	3	4x	396–402	12,33±5,86	50±14,14	95,30±3,71
S. sibirica 6	1	6x	534	11	0	64,5
S. cernua 6	1	4x	400	1	80	54,2
S. cern. 6 × *S. sib*.6	1	3x	321	4±0	3±0	93,80±0
S. sibirica 7	1	2x	200	8	0	92,9
S. cernua 7	1	4x	419	1	158	–
S. cern. 7× *S. sib*. 7	8	3x,4x	316 - 400	3,64±4,11	88,86±41,31	33,61±29
S. sibirica 8	1	2x	209	3	0	89,4
S. cernua 8	1	4x	400	1	183	41,7
S. sib. 8 × *S. cern*. 8	3	3x, 4x	333–436	9±4,36	125,33±102,75	42,23±46,5

По результатам работы можно сказать, что такой процесс гибридизации вполне мог происходить в природе, поскольку в лабораторных условиях растения достаточно успешно скрещиваются. Даже если гибрид является триплоидом, он способен образовывать жизнеспособную пыльцу. В лаборатории были проведены успешные скрещивания гибридных растений на одного их родителей. В данный момент растения этого поколения находятся в фазе цветения. Однако при низкой фертильной пыльцы вегетативное размножение может компенсировать недостаток семенного размножения. Гибридные растения камнеломки могут размножаться с помощью пропагул. Подобные результаты были получены, например, для видов рода *Cardamine* (*Brassicaceae*). При недостаточном семенном размножении (триплоиды), гибриды размножались с помощью столонов (Marhold, 2002). Для данного вопроса требуются дальнейшие исследования, потому как «Природа имеет больше времени и больше материала для экспериментов, чем человек» (Davis? Heywood, 1963 цит. по: Kapan, 2006).

Работа поддержана грантом INTAS Ref. Nr. 06-1000014-6411

Литература

Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с.

Горчаковский П.Л. Основные этапы формирования флоры и растительности Урала в кайнозое (по палеоботаническим данным), Четвертичный период (антропоген) // Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Труды Института экологии растений и животных УФАН СССР. Вып. 66. Свердловск, 1969. С. 20–37.

Дымшакова О.С. Морфологическая изменчивость в комплексе *Saxifraga cernua* L. – *S.sibirica* L. (Saxifragaceae) на Урале // Экология: от Арктики до Антарктики. Сб. материалов молодежной конференции. Екатеринбург, 2007. С. 77–81.

Жмылев П.Ю., Разживин В.Ю. Новый вид рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) из арктической Сибири // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 119–121.

Капралов М.В. Популяционная структура комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L. на Урале и факторы ее определяющие: Автореф. дис. …канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004(а). 24 с.

Ребристая О. В., Юрцев Б.А. Род *Saxifraga* L. // Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 1. М.; Л.: Наука, 1984. С. 25–88.

Скиткина А.А. Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 120 с.

Albert M.E., D'Antonio C. M., Scierenbeck K. A. Hybridization and intrigression in *Carpobrotus* spp. (*Aizoaceae*) in California. I. Morphological evidence // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84(8). P. 896–904.

Brochmann C., Håpnes A. Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (*Saxifragaceae*), with emphans on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. P. 31–49.

Kaplan Z., Fehrar J. Comparison of natural and articial hybridization in *Potamogeton* // Preslia. 2006. Vol. 78. P. 303–316.

Marhold K., Lihova J., Perny M., Grupe R., Neuffer. Natural hybridization in *Cardamine* (*Brassicaceae*) in the Pyrenees: evidence from morphological and molecular data // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 139. P. 275–294.

Webb.D., Gornall. R. A manual of Saxifrages and their cultivation. Portland, 1989. 307p.

Wehrmeister R.R., Bonde E.K. Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine populations of *Saxifraga cernua* L. // Arc. Alp. Res. 1977. Vol. 9. P. 401–106.

ОПЫТ ДРОБЛЕНИЯ РОДА *DESCHAMPSIA* BEAUV. СИБИРИ НА ГРУППЫ ВИДОВ ПО ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ПРИЗНАКУ

Енущенко И.В.

Иркутск, Иркутский государственный университет

Deschampsia (щучник, луговик) на сегодняшний день является одним из наиболее сложных в систематическом отношении родов семейства злаков. Внутриродовая систематика *Deschampsia* осложняется обилием между отдельными видами б.м. промежуточных по морфологическим признакам популяций или экземпляров. Н.Н. Цвелёв считает это следствием близкого родства видов, которые «легко гибридизируют друг с другом, давая, по-видимому, плодовитые гибриды» (Цвелёв, 1964: 77). В ряде других работ, объясняя причину незначительности различий между видами рода *Deschampsia*, он и другие исследователи ограничивались только этим аргументом.

Нестойкость признаков, большое количество эколого-географических рас и переходных по признакам, форм между ними, мы объясняем широким диапозоном изменчивости представителей рода. Данное предположение мы выводим из теории происхождения злаков, разработанной Н.Н. Цвелёвым (1969).

В противоположность авторам, признающим тропическое происхождение злаков, Н.Н. Цвелёв считает, что предки злаков и первые злаки были высокогорными растениями. При этом под высокогорьями он понимает области, лежащие выше лесного пояса, независимо от их абсолютной высоты (Цвелёв, 1969). В своей работе «Происхождение покрытосеменных растений» А.Л. Тахтаджян отмечал, что характерное для гор большое разнообразие условий, небольшие размеры популяций горных ратений способствовали сохранению и развитию там неспециализированных и слабоспециализированных форм (Тахтаджян, 1961).

Мы считаем, что подобным образом виды рода *Deschampsia* изначально были высокогорными растениями. А уже потом спускались по руслам рек на равнины. Будучи слабо специализированными растениями, они имели высокую степень приспособленности и образовывали большое количество форм и рас. Это делало их более конкурентоспособными по сравнению с коренными растениями равнин и способствовало активному расселению.

На сегодняшний день виды рода распространены в холодных и умеренных странах обоих полушарий, а также в высокогорьях тропиков (Цвелёв, 1964, 1976). Имея ксероморфные черты строения, луговики встречаются в мезофильных условиях. Некоторые виды обитают на песках и галечниках речных долин, заходят на морские побережья, «хотя строго литоральных видов среди них нет» (Цвелёв, 1964)

Формирующую роль среды, по мнению Т.И. Серебряковой (1971), как нельзя лучше демонстрирует факт повсеместности злаков. В этом случае нельзя исключать возможность политопного происхождения видов «…в результате приспособления к сходным по экологическим условиям местообитаниям общего предка *D. cespitosa* (L.) Beauv.» (Цвелёв, 1961). Виды (или группы видов) этого рода, на наш взгляд, в большей степени обособлены друг от друга экологически. Учитывая это обстоятельство, мы считаем целесообразным выделение следующих экологических групп рода, которым, на наш взгляд, может быть присвоен таксономический ранг внутриродового подразделения, такого как ряд (series).

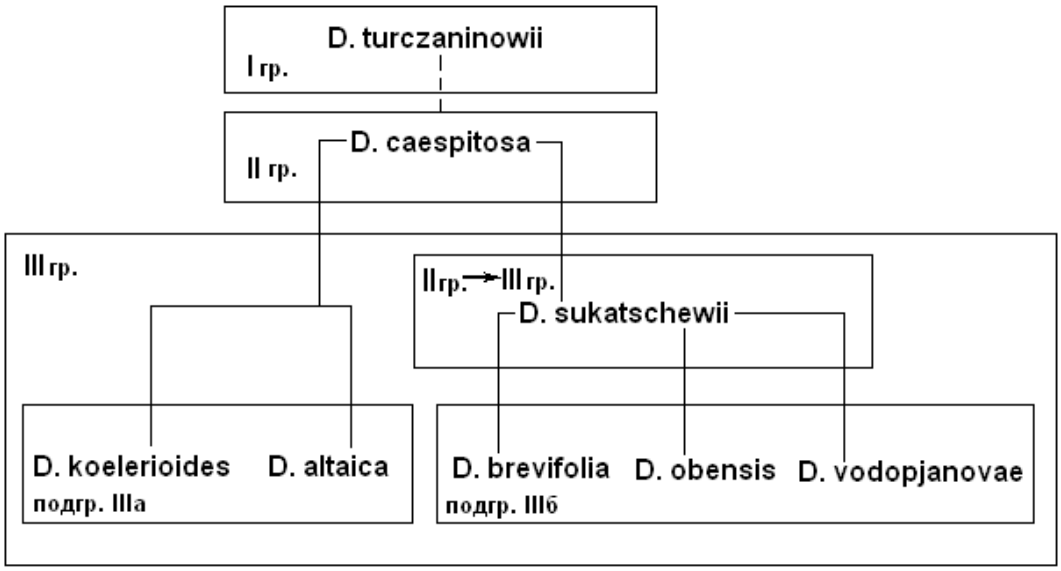
1 гр. – Литоральная: *D. turzchaninowii* Litw. Представлена средневысокими (до 60 см выс.) растениями с рыхлыми дерновинами. Метелки раскидистые с шероховатыми (волосистыми) веточками. Колосками крупные (5–7) мм дл., с превышающими (более 1 мм) или едва превышающими колосковые чешуи, остями. Растения океанического и морских побережий.

2 гр. – Гипаркто-монтанная: *D. brevifolia* R. Br. (=*D. borealis* (Trautv.) Roshev.), *D. altaica* (Schischk.) Nikiforova, *D. vodopjanovii* Nikif., *D. koeleroides* Regel, *D. obensis* Roshev. Представлена средневысокими и низкими растениями с густыми дерновинами, часто распадающимися на части. Основания побегов одеты чехлами из влагалищ отмерших листьев. Удлиненные подземные побеги отмечаются, как правило, у *D. obensis*. Метелки короткие по сравнению со всей длиной стебля (за исключением *D. obensis*), с голыми или слабошероховатыми веточками. Колоски (3)3,5–4,3(4,5) до 5 мм дл, с не превышающими или едва превышающими колосковые чешуи, остями. Иногда они вообще редуцированы.

3 гр. – Континентальная: группа представлена видами, относящимися к двум разным линиям адаптации. С одной стороны – это *D. cespitosa* (L.) Beauv., растение с плотной дерновиной, острошероховатыми листовыми пластинками и веточками метелки. И с другой – *D. sukatschewii* (Popl.) Roshev., более мезофильное растение с рыхловатой (реже б.м. плотной) дерновиной, голыми или почти голыми веточками метелки и листовыми пластинками.

Из всех луговиков Сибири по морфологическим признакам наиболее близким родством с *D. cespitosa* связан *D. sukatschewii*. В то же время на границе с Арктикой или в высокогорьях этот вид образует формы, сближающие его с видами второй группы. Таким образом, *D. brevifolia, D. obensis, D. vodopjanovii* в родственном отношении должны быть более тесно связаны с *D. sukatschewii*, чем с *D. cespitosa*. Это неоднократно подчеркивалось в работах разных авторов (Поплавская, 1927; Цвелёв, 1974, 1976; Пробатова, 1984; Никифорова, 1990). Та-

ким образом, *D. sukatschewii* является как бы материнским видом для большего количества видов луговиков по сравнению с *D. cespitosa* и занимает, таким образом, пограничное положение между видами второй и третьей экологической группы. Однако такие виды как *D. altaica* и *D. koeleroides* имеют гораздо меньшее морфологическое сходство с *D. sukatschewii* по сравнению с другими видами гипаркто-монтанной экологической группы и скорее являются высокогорными расами *D. cespitosa*, чем производными от *D. sukatschewii*.



Эколого-морфологические группы луговиков Сибири (объяснение в тексте)

Таким образом, гипаркто-монтанная экологическая группа представлена видами, принадлежащими двум разным линиям адаптации. Поэтому данная группа может быть разделена на две подгруппы. Первая будет представлена видами, связанными близким родством с *D. cespitosa*; вторая – *D. sukatschewii* (см. рис.).

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

Литература

Никифорова О.Д. Род *Deschampsia* Beauv. – Щучка // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 86–92.

Поплавская Г.И. Aira sukatschewii sp. n. // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., 1929. С. 379–382.

Пробатова Н.С. Мятликовые, или Злаки – *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–384.

Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. М.: Наука, 1961. изд. 2. 253 с.

Цвелёв Н.Н. Заметки о злаках флоры СССР, II // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР. 1961. Т. 21. С. 32–50.

Цвелёв Н.Н. Deschampsia Beauv. – Луговик, щучка // Арктическая флора СССР / Под ред. А.И. Толмачева. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 77–92.

Цвелёв Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361–373.

Цвелёв Н.Н. Graminea Juss. (*Poaceae* Barnh.) – Злаки // Флора северо-востока Европейской части СССР / Под. ред. А.И. Толмачева. Л., 1974. Т. 1. С. 95–220.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГРАНИЦ РОДА *PLATANTHERA* (*ORCHIDACEAE – ORCHIDINAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ

Ефимов П.Г.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Вопрос об объеме таксонов – один из самых противоречивых в систематике растений. Дилемма «sensu lato или sensu stricto» остается даже тогда, когда достигается единодушие по вопросам филогении группы.

Триба *Orchidinae* насчитывает около 60 родов, среди которых много родов североумеренной зоны, таких как *Dactylorhiza* Nevski, *Gymnadenia* R.Br., *Orchis* L. и др. Комплекс рода *Platanthera* и близких родов

насчитывает около 120 видов в мировой флоре, и является группой с крайне неустойчивыми родовыми границами. Ее ареал располагается во внетропических районах Евразии и Северной Америки.

Помимо рода *Platanthera*, который был описан раньше других и поэтому признается теперь всеми авторами, известно еще 10 близких *Platanthera* родов: *Blephariglottis* Raf., *Fimbriella* Butzin, *Gymnadeniopsis* Rydb., *Limnorchis* Rydb., *Lysiella* Rydb., *Mecosa* Blume (этот род фактически не признавался после первоописания), *Neolindleya* Nevski, *Piperia* Rydb., *Pseudodiphryllum* Nevski и *Tulotis* Raf. (в старых работах приводится под неприоритетным названием *Perularia* Lindl.).

Рассмотрим основные взгляды на систематику этой группы, опуская то время, когда центральный род, *Platanthera*, еще не был широко признан (объединялся с родом *Habenaria*), и отдельные его виды иногда относили к родам в действительности совершенно отдаленного родства.

Заграничные авторы обычно принимают род *Platanthera* в широком смысле. Помимо рода *Platanthera*, нередко признаются также роды *Piperia* или *Tulotis* (Lang, 1999; Inoue, 1983; Sheviak, 2003); Дресслер (Dressler, 1993) признает роды *Piperia* и *Pseudodiphryllum*. В последнее время, под влиянием новых данных молекулярной филогенетики, все роды объединяются с родом *Platanthera* (Hapeman, Inoue, 1997; Pridgeon et al., 2001), иногда за исключением рода *Neolindleya* (Bateman et al., 2003); как мы покажем далее, это не единственный вариант трактовки молекулярных данных. Однако за границей имеются и сторонники дробления родов (Butzin, 1981; Szlachetko, Rutkowski, 2000).

Русские авторы, как правило, признают мелкие роды, хотя в их работах затрагиваются только те из них, которые представлены в России. Так, во «Флоре СССР» (Невский, 1935) признаны все роды, имеющие отечественных представителей (*Limnorchis*, *Lysiella*, *Neolindleya*, *Pseudodiphryllum*, *Tulotis*). Этой же точки зрения по традиции придерживались последующие авторы (Попов, 1957; Пешкова, 1979 и др.). В более позднее время роды *Limnorchis*, *Neolindleya* и *Pseudodiphryllum* стали объединять с родом *Platanthera*, но *Lysiella* и *Tulotis* оставались самостоятельными родами (Иванова, 1987; Вышин, 1996; Якубов, Чернягина, 2004 и др.).

Вырабатывая свою точку зрения по этому вопросу, мы считали, что удачное разделение группы на роды должно: 1) не противоречить данным по филогении; 2) межродовые морфологические отличия должны быть соизмеримы с таковыми других родов трибы *Orchidinae*, и не превышать внутриродовых различий. С учетом этих условий, мы предлагаем оригинальное деление группы на 8 родов (*Blephariglottis*, *Fimbriella*, *Gymnadeniopsis*, *Limnorchis*, *Neolindleya*, *Piperia*, *Platanthera*, *Tulotis*). Морфологические различия между родами показаны в определительном ключе. Часть результатов была освещена нами в предыдущих публикациях (Ефимов, 2007а, б).

Рассматривая вопросы филогении группы, мы учли данные, полученные молекулярными методами (по литературным данным: Hapeman, Inoue, 1997; Bateman et al., 2003), морфолого-географическими методами, и данные о гибридизации видов.

Молекулярно-филогенетические методы показывают, во-первых, целостность всего комплекса рода *Platanthera* и близких родов, а также свидетельствуют о возможности разделения этой группы на несколько хорошо поддержанных, по-видимому, монофилетических клад (рис. 1). Морфолого-географический анализ показывает, что эти клады хорошо соответствуют многим родам, которые были выделены прежде классическими морфологическими методами. Особенно показательно в этом отношении строение колонки (органа, образующегося при слиянии андроцея и гинецея в цветке Орхидных), традиционно используемого для построения классификаций семейства. Основные варианты строения колонки в изучаемой группе показаны на рис. 2, на котором видно, что ее строение весьма вариабельно между родами. В трибе *Orchidinae*, отличия такого плана считаются родовыми и свидетельствуют в пользу принятия более мелких родов. При этом строение колонки в изучаемой группе, как правило, довольно стабильно в пределах рода, за исключением родов *Platanthera* и *Limnorchis*. В роде *Platanthera* этот полиморфизм является основанием для выделения, по меньшей мере, надвидовых групп (Lang, 1998), а в роде *Limnorchis* долгое время служил основанием для выделения монотипного рода *Pseudodiphryllum* (Невский, 1935). Мы считаем, что определенный внутриродовой полиморфизм колонки допустим, так как основным движущим фактором эволюции колонки является взаимосвязь с опылителем, которая может порождать быструю эволюцию (Ефимов, 2007б). Судя по всему, большой филогенетический вес в данной группе имеют также признаки строения губы и корневой системы.

Географическое распространение всех выделенных нами родов также не создает препятствий к признанию их самостоятельности. Из всех родов, лишь род *Tulotis* имеет дизъюнктивный (восточноазиатско-восточносевероамериканский) ареал.

Гибридизация (рис. 3) также свидетельствует в пользу принятого нами родового деления. Нам приходится признать только один межродовой гибрид (*Gymnadeniopsis* × *Blephariglottis*): он очень редок и был зарегистрирован лишь один раз (Case, 1983). Его наличие не свидетельствует против принятого деления, если учесть, что среди Орхидных встречаются естественные гибриды даже между отдаленными родами. В то же время в наличии такого гибрида может быть и более глубокий смысл, поскольку именно эти роды из всех исследовавшихся не удалось отделить друг от друга в молекулярно-филогенетическом анализе (Hapeman, Inoue, 1997).

Рис. 1.

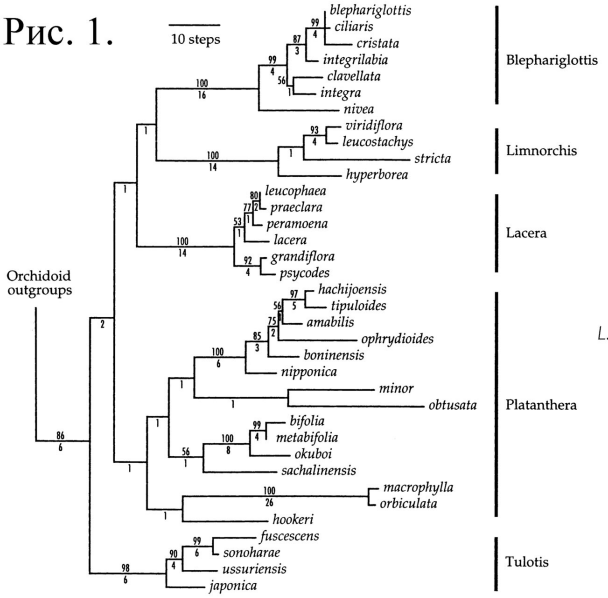


Рис. 3.

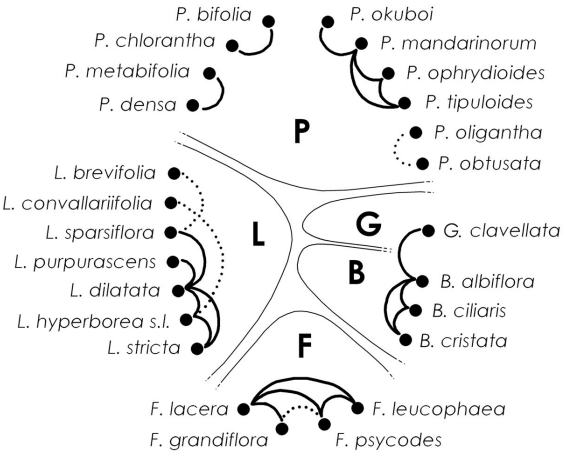


Рис. 2.

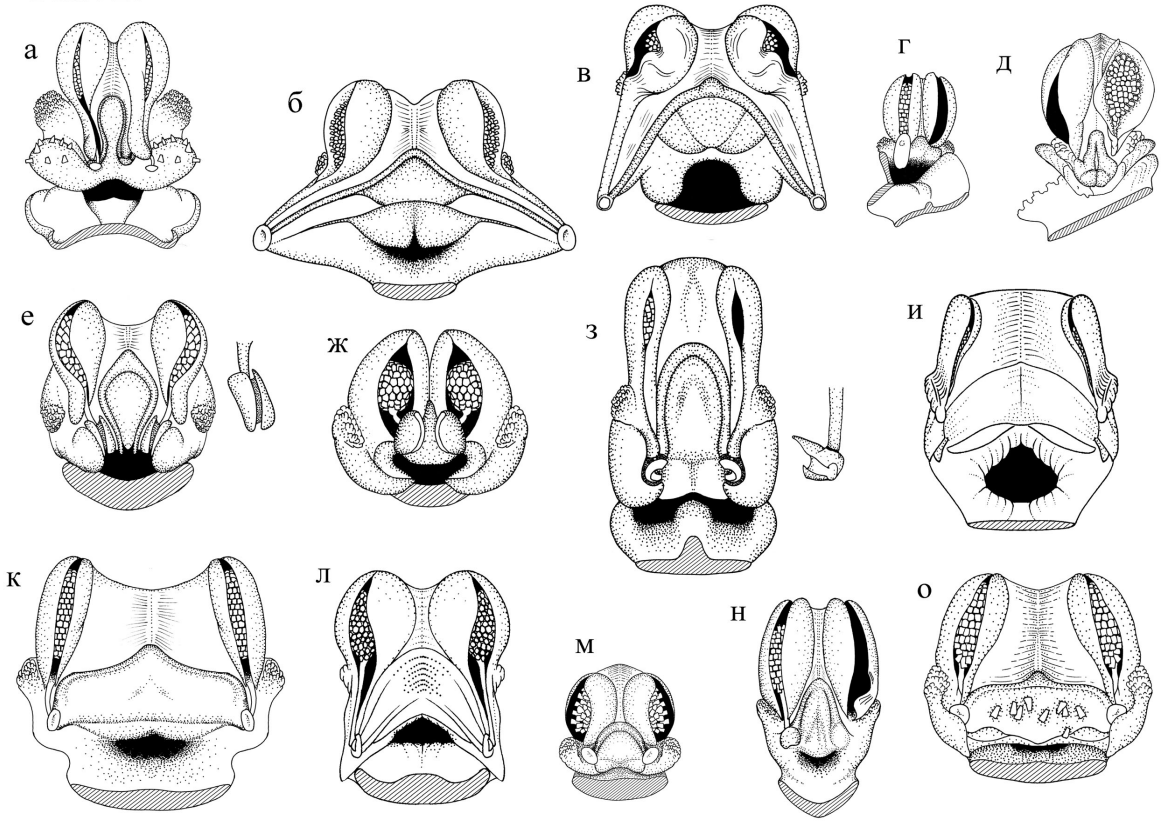


Рис. 1. Филограмма рода *Platanthera* s.l. по данным молекулярной филогенетики (Hapeman, Inoue, 1997)
Примечание: Группа видов «Lacera» соответствует роду *Fimbriella*.

Рис. 2. Строение колонки
а – *Gymnadeniopsis integra*, б – *Fimbriella* sp., в – *Blephriglottis albiflora*, г – *Piperia elongata*, д – *Neolindleya decipiens*, е – *Tulotis fuscescens* (с прилипальцем), ж – *Platanthera* sect. *Stigmatosae*, з – *P. sachalinensis* (с прилипальцем), и – *P. mandarinorum*, к – *P. angustata* (*Mecosa angustata*), л – *P. oligantha* (*Lysiella oligantha*), м – *Limnorchi chorisiana* (*Pseudodiphryllum chorisianuv*), н – L. convallariifolia, о – L. sparsiflora.

Рис. 3. Гибридизация. P – *Platanthera* s.str., L – *Limnorchis*, F – *Fimbriella*, B – *Blephariglottis*, G – *Gymnadeniopsis*

Род *Neolindleya*, по молекулярным данным (Bateman et al., 2003), располагается между комплексом рода *Platanthera* и близких родов, и кладой '*Amerorchis* + *Galearis* + *Dactylorhiza* + *Gymnadenia*'. Наши исследования показали, что по строению колонки род *Neolindleya* гораздо ближе к последней группе (имеются бурсикулы).

К сожалению, в большинстве случаев нет данных, которые позволили бы определить родство рассмотренных родов внутри группы или хотя бы как-либо сгруппировать их. Возможно, причина этого в том, что первичная эволюция группы носила внезапный характер, и становление родов происходило примерно в одно время.

1 Прилипальца находятся в бурсикулах. Листья по краям гофрированные ---------- *Neolindleya*

+ Прилипальца лежат открыто, бурсикул нет. Листья по краям ровные ----------2

2 Рыльце глубокотрехраздельное, все три доли выпуклые; боковые доли не слиты с вынесенными вперед боковыми поверхностями колонки ---------- *Gymnadeniopsis*

+ Рыльце цельное, три доли, как правило, плотно соприкасаются друг с другом, редко с небольшим вырезом между ними; только в секции *Stigmatosae* рода *Platanthera* рыльце глубоко рассечено на доли, но боковые доли слиты с вынесенными вперед боковыми поверхностями колонки - 3

3 Губа с длинной бахромой по краям. Прилипальце находится на значительном расстоянии от фертильных долей рыльца за счет параллельного удлинения нижней части тек пыльника и клювика ---- 4

+ Губа без длинной бахромы по краям. Прилипальце находится у края фертильной части рыльца, нижние части тек пыльника и клювик не удлинены параллельно друг другу ---------- 5

4 Губа глубоко рассечена на три доли. Рыльце с вырезами между долями ---------- *Fimbriella*

+ Губа цельная. Рыльце цельное ---------- *Blephariglottis*

5 Тубероиды округлые, без корневого окончания. Ножка поллиния неразличима. Листья вынут уже во время цветения. Растения ксеромезофитные ---------- *Piperia*

+ Тубероиды различной формы, но всегда с хорошо выраженным корневым окончанием. Ножка поллиния хорошо видна, очень редко короткая и трудноразличима. Листья не вянут ко времени цветения. Растения гигромезофитные или мезофитные ---------- 6

6 Рыльце явственно выпуклое, округлое. Прилипальца глубоковогнутые. Губа с латеральными зубцами у основания, редко цельная. Тубероид столонообразный, почка возобновления находится на расстоянии более 1,5 см от ортотропного побега прошлого года ---------- *Tulotis*

+ Рыльце вогнутое. Прилипальца плоские, очень редко вогнутые. Края губы цельные, без зубцов. Тубероид не столонообразный, в очень редких случаях столонообразный ---------- *Platanthera, Limnorchis*

Литература

Вышин И.Б. Род Любка – *Platanthera* Rich. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 313–318.

Ефимов П.Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 2. Виды из родства *P. mandarinorum, P. oligantha* и *P. sachalinensis* // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 3. С. 402–419.

Ефимов П.Г. Роды *Tulotis* и *Limnorchis* (*Orchidaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 9. С. 1443–1461.

Иванова Е.В. Семейство *Orchidaceae* – Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. . С. 125–145.

Невский С.А. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 589–730, 750–754.

Пешкова Г.А. Семейство *Orchidaceae* – Орхидные // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 234–245.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 554 с.

Якубов В.В., Чернягина О.А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 164 с.

Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J. et al. Molecular phylogenetics and evolution of *Orchidinae* and selected *Habenariinae* (*Orchidaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 142. N 1. P. 1–40.

Butzin F. Fimbriella, eine neue Orchideengattung // Willdenowia. 1981. Bd 11. H 2. P. 321–325.

Case F.W. Platanthera × *vossii*, a new natural hybrid orchid from northern lower Michigan // Michigan Botanist. 1983. Vol. 22. P. 142–144.

Dressler R.L. Phylogeny and classification of the orchid family. Portland, 1993. 314 p.

Hapeman J.R., Inoue K. Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (*Orchidaceae*) // Givnish T.J., Sytsma K.J. (eds.). Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge, 1997. P. 433–454.

Inoue K. Systematics of the genus *Platanthera* (*Orchidaceae*) in Japan and adjacent regions with special reference to pollination // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1983. Sect. 3. Vol. 13. N 3. P. 285–374.

Lang K. Platanthera L. C. Rich. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing, 1999. T. 17. P. 285–327.

Lang K. Y. A new subgenus of *Platanthera* (*Orchidaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1998. Vol. 36. N 5. P. 449–458.

Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. Genera Orchidacearum. Oxford, 2001. Vol. 2. Pt. 1. 464 p.

Sheviak C.J. Platanthera Richard // Flora of North America editorial Committee (eds.). Flora of North America north of Mexico. New York and Oxford, 2003. Vol. 26. P. 551–571.

Szlachetko D.L., Rutkowski P. Gynostemia Orchidalium, I // Acta Bot. Fenn. 2000. N 169. P. 1–380.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ФИЛОГЕНЕЗА

Ефимова В.А.

Владикавказ, Северо-Осетинский государственный университет

Филогенез определяется как историческое развитие мира организмов в целом и как преемственный ряд онтогенезов последовательных поколений (БЭС, 1999). При таком определении филогенеза просматриваются два аспекта этого понятия – традиционность восприятия линейной направленности развития и указание на пути осуществления перехода от предков к потомкам. Подтверждение того и другого – в результатах палеонтологических исследований и данных, получаемых применением теоретических и экспериментальных исследований морфофизиологических преобразований, как отдельных организмов, так и систем организмов. Филогенезу сопутствуют качественно разные процессы эволюционных преобразований – арогенез и аллогенез, которые исследовались на протяжении XX века и определяются разными авторами как:

1) направления эволюции (Северцов, 1925),
2) типы эволюционного процесса (Тахтаджян, 1966),
3) смена фаз эволюционного процесса (Шмальгаузен, 1969),
4) этапы филогенеза (Виноградов, 1978).

Термины «смена фаз», «этапы филогенеза» указывают на вовлечение в характеристику филогенеза фактора времени. И.С. Виноградов применил понятие «таксоногенез» для описания этапа таксономической дифференциации в гипотезе двухэтапности филогенеза покрытосеменных.

Таксоны – систематические единицы разных рангов. Таксоногенез – естественный процесс, его течение отражается в таксонообразовании на микро-, макро- и мегаэволюционном уровнях. В природной среде каждый таксон существует в форме систем соподчиненных единиц (система популяций своего вида, система видов своего рода, система родов своего семейства и т. д.).

Как биологические системы, таксоны в процессе эволюции проходят этапы зарождения, становления и последующего бытия. Представление о таксоногенезе как об аспекте филогенеза позволяет характеризовать его как трехэтапный процесс (Ефимова, 1996). Первый этап – протогенез. Этот этап – подготовительный, второй этап – арогенез – ключевой, третий этап – аллогенез – этап существования таксона в освоенной нише своего ценоза.

Выделение протогенеза как особого этапа, предшествующего арогенезу, необходимо, так как на этом этапе осуществляется подготовка к переходу от предков к потомкам: у анцестральных форм появляются прогностические признаки, указывающие на начало развития нового жизненного цикла.

Таксонообразование любых рангов нельзя рассматривать в отрыве от энергетических потенциалов своих систем. Эту проблему возможно решить применением филогенетического метода системного анализа и синтеза (Ефимова, 2005). Особенность метода в том, что исследуются межсистемные связи единиц разных иерархий: с одной стороны – иерархия таксонов, связанных друг с другом генетически, с другой – иерархия систем от биогеоценозов и биомов до биосферы, имеющих разные энергетические потенциалы.

Биогеоценозы, биомы, биосфера, как вмещающие системы, и зависят от растений, и направляют их эволюцию путем регулирования, которое В.В. Жерихин назвал биоценотичекой регуляцией (2003). Известно, что под влиянием экологических (биогеоценотических) факторов протекает микроэволюция, завершаясь образованием видов.

Та же закономерность определяет течение макроэволюции, для которой ареной служат биомы, состоящие из многочисленных биогеоценозов. Как видно, существует и биомная регуляция, влияющая на образование надвидовых таксонов. На это указывает эндемичность многих родов и даже семейств в границах флористических областей Земли (Тахтаджян, 1978).

Под влиянием факторов биосферной среды осуществляются не только микро- и макроэволюция в форме видообразования и образования надвидовых таксонов, но и процессы мегаэволюционного уровня. Биосфера как суперсистема обладает такой энергией биорегуляции, что вызывает мегаэволюционные преобразования путем изменения у растений типов жизненных циклов. Отсюда и смены во времени господствующих отделов и классов, сопровождающиеся вымиранием крупных групп растений разных таксономических рангов. Представляет интерес высказывание М.М. Камшилова (1979) о том, что «крупные таксономические единицы произошли не в итоге развития мелких, а наоборот, мелкие представляют собой продукт дифференциации крупных».

Проблемы мегаэволюции в отечественной литературе обсуждаются. О мегаэволюции писали А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (1981), они предположили, что мегаэволюцией, возможно, будет называться учение об эволюции биогеоценозов. Биологический энциклопедический словарь (1999) приводит определение ее как частный случай макроэволюции. Дж. Симпсон (1948) указывал на мегаэволюцию как на эволюцию высших

таксонов, однако считается, что он не смог показать наличие каких-либо процессов или механизмов, отличающих мегаэволюцию от макроэволюции.

Мегаэволюция растений освещается слабо, хотя на примере растений, как организмов с выраженными особенностями гаплофазно-диплофазных отношений внутри их жизненных циклов, более заметны мегаэволюционные преобразования, способные осуществляться только под влиянием биосферных факторов планетарных масштабов. На мегаэволюционном уровне таксоногенез длится миллионы лет. Например, В.А. Красилов (1989) указывает, что на образование покрытосеменных ушло около 20 млн лет с момента появления у анцестральных форм ангиоспермоидных признаков. Этот период, несомненно, был подготовительным этапом – этапом протогенеза. На этом этапе возникли, а затем вымерли беннеттитовые, диропаластахиевые, чекановскиевые, кейтониевые, как переходные группы. С их вымиранием образовался хиатус в эволюции семенных растений, а этап арогенеза ознаменовался появлением первенцев покрытосеменных с иным типом жизненного цикла, чем у голосеменных. У современных покрытосеменных до настоящего времени продолжается этап аллогенеза, т. е. на базе общего для всех цветковых типа жизненного цикла осуществляются процессы таксонообразования разных рангов.

Типы жизненных циклов А.С. Северцов (1987) называет типами онтогенезов. В 1937 г. О. Шиндевольф эволюцию типов жизненных циклов называл «типогенезом». В настоящее время в БЭС удерживается организменный подход к определению филогенеза, как «преемственного ряда онтогенезов». При современном системном подходе к филогенезу, как таксоногенезу с широким спектром возможностей морфофизиологических преобразований на микро-, макро- и мегаэволюционном уровнях, филогенез требуется определить, с одной стороны, как таксоногенез с трехэтапным процессом преобразования жизненного цикла каждой систематической единицы, с другой стороны – рассматривать филогенез как преемственный ряд типов онтогенезов.

Литература

Биологический энциклопедический словарь (БЭС). М.: Советская энциклопедия. 1999.

Виноградов И.С., Виноградова-Жукова Н.А. Двухэтапность филогенеза покрытосеменных // Цветковые растения. Орджоникидзе, 1978. С. 3–30.

Ефимова В.А. Трехэтапность филогенеза // IX Московское совещание по филогении растений. М., 1996. С. 50–52.

Ефимова В.А. Проблемы таксонообразования у растений. Ростов н/Д., 2005. 160 с.

Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике М.:ТНИ КМК. 2003. 542 с.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. 2-е изд. М.: Наука, 1979. 256 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Северцов А.С. Основы теории эволюции. Изд-во МГУ. 1987. 320 с.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ. 1948 (1944). 358 с.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Шиндевольф О. (Schindevolf O.H.) Grundlagen der Palaontologie. Stuttgart. (1937) 1950.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. 2-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 343 с.

СЕКЦИЯ *CORTUSOIDES* BALF.F. РОДА *PRIMULA* L. ВО ФЛОРЕ РОССИИ

Ковтонюк Н.К.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Секция *Cortusoides* Balf.f. в мировой флоре представлена более чем 20 видами *Primula,* распространенными в Центральной и Восточной Азии, от Урала, Тянь-Шаня, Памира и восточного Афганистана до восточных окраин Сибири, Приморского края, Китая и Японии. Большинство видов этой секции произрастает в горных лесных массивах, в расщелинах скал и на высоте от 1000 до 4 000 м над ур.м. (Richards, 2003), и лишь несколько видов можно встретить в луговых сообществах, в поймах рек и в осветленных лиственных лесах.

Для видов этой секции характерны многолетние короткокорневищные, травянистые растения, без мучнистого налета, опушенные, с розеточными побегами, листовыми пластинками округло-почковидными или яйцевидными с сердцевидным основанием, по краю лопастными или лопастно-зубчатыми, на более или менее длинных черешках, с безлистными цветочными стрелками, с цветками, собранными в зонтиковидные соцветия, венчиками, темно-лиловыми, пурпурными, розовыми, реже белыми или желтоватыми, с чашечками узкими, трубчатыми или цилиндрическими с прямыми или отклоненными зубцами; с пыльцой округлой, 3-синкольпатной. Основное число хромосом x = 11, 12.

Во «Флоре СССР» (Федоров, 1952) секция *Cortusoides* насчитывала 7 видов *Primula*, а именно: *P. eugeniae* Fed., *P. lactiflora* Turkev. (= *P. turkeviczii* Byalt), *P. drosocalyx* Poljakov, *P. kaufmanniana* Regel, *P. minkwitziae* W.W. Sm., *P. cortusoides* L. и *P. patens* Turcz. Типовой для секции вид *P. cortusoides* был описан К. Линнеем (Linnaeus, 1753) из Сибири, из окрестностей Красноярска, по сборам И.Г. Гмелина.

Цель данной работы: провести комплексное таксономическое исследование первоцветов секции *Cortusoides* во флоре России, используя современные методы анализа. Была изучена скульптура поверхности семян первоцветов этой секции с территории России и близлежащих государств с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для изучения филогенетических отношений в роде *Primula* сравнивались нуклеотидные последовательности ITS-региона ядерной рДНК у видов рода *Primula* и *Cortusoides*.

Во «Флоре Сибири» отмечено 2 вида этой секции: *P. cortusoides* L. и *P. sieboldii* E. Morr. (Ковтонюк, 1997а, б, 1999, 2005; Kovtonyuk, 2006). Приоритетным названием для образцов *P. sieboldii* E. Morr., указанным для территории Сибири и Приморского края, следует считать *P. patens* (Turcz.) Busch. Этот вид получил статус «nomen nudum» (Turczaninow, 1838), позднее Е.А. Буш (1926) в таксономической обработке рода *Primula* для «Флоры Сибири и Дальнего Востока» привела латинский диагноз *P. patens*, тем самым валидизировала это название. Тогда как *P. sieboldii* описан по садовой форме и в протологе приводится рисунок этого декоративного растения (Morren, 1873).

Во время экспедиционных исследований на Дальнем Востоке мною был собран редкий для флоры России вид *P. saxatilis* Kom. – первоцвет скальный (Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Билибино, в расщелинах скал на горе Лысая. 5.06.2003). *P. saxatilis* был описан В.Л. Комаровым в 1901 г. по сборам с Корейского п-ова, но к моменту написания «Флоры СССР» (Федоров, 1952) данный вид на указанной территории не был обнаружен. Позднее *P. saxatilis* приводился Н.С. Пробатовой (1987) по гербарным сборам других авторов в заповеднике «Кедровая падь» Приморского края. Самостоятельность этого вида оспаривалась в современной зарубежной литературе, ряд авторов считает его синонимом *P. patens* или *P. sieboldii* (Richards, 2003), хотя *P. patens* (*P. sieboldii*) и *P. saxatilis* хорошо отличаются морфологически и занимают различные экологические ниши. У *P. patens* чашечка колокольчатая, 8–10 мм дл., листовые пластинки в основании усеченные, слабосердцевидные, растения встречаются на сырых лугах, в поймах рек, среди кустарников. Тогда как у *P. saxatilis* чашечка узкотрубчатая, 5–7 мм дл., листовые пластинки в основании глубокосердцевидные, растения встречаются в расщелинах сухих скал. Из природных популяций *P. saxatilis* и *P. patens* в 2003 г. были собраны экземпляры для гербарной коллекции, взяты пробы для анализа ДНК и выяснения близкородственных связей видов, а также привезен живой материал для интродукции на коллекционном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС).

Еще один редкий вид из этой секции – *P. jesoana* Miq. Долгое время считалось, что *P. jesoana* Miq. является эндемиком северной Японии (Takahashi, Tsukui, 1994), и его видовой эпитет произошел от старого японского названия острова Хоккайдо «Ezo» или «Yezo». Впервые на территории России первоцвет йезский был обнаружен в Тернейском р-не Приморского края в 60-е гг. XX в. в долине реки Вилки близ пос. Терней, в 3 км от побережья Японского моря под пологом широколиственного леса. Позднее этот вид был найден в долине ключа Большой Поднебесный (Флягина, 1978). Первое местонахождение *P. jesoana* исчезло при строительстве поселка Терней, на этом месте сейчас находятся жилые постройки.

В настоящее время известно единственное местонахождение первоцвета йезского в долине ключа Большой Поднебесный, где растения встречаются единично, небольшими группами и плотными скоплениями по правому берегу ключа узкой полосой 50 м и протяженностью около 2 км. В августе 2006 г. была проведена комплексная экспедиция ботаников в Сихотэ-Алинском заповеднике в составе А. Гончарова, С. Гончаровой, Н. Ковтонюк, А. Бончук и Е. Пименовой, с целью проведения наблюдений за естественным местообитанием *P. jesoana*, сбора живых растений для интродукции и микроклонального размножения в ЦСБС, также были взяты пробы *P. jesoana* для анализа ДНК. Этот вид был предложен нами для внесения в «Красную книгу России» (Ковтонюк и др., 2006).

В ЦСБС создана коллекция дикорастущих первоцветов России, где секция *Cortusoides* представлена всеми 4 видами: *P. cortusoides, P. patens, P. saxatilis, P. jesoana*.

В 2007 г. определены нуклеотидные последовательности ITS-региона ядерной рДНК для 34 видов рода *Primula* L. и для *Cortusa altaica* Losinsk. Проведен анализ их филогенетических отношений. Впервые включены в анализ виды из секции *Cortusoides*, встречающиеся во флоре России, а также на сопредельных территорий, в том числе *P. cortusoides, P. patens, P. saxatilis, P. jesoana, P. kaufmanniana* Regel (Ковтонюк, Гончаров, 2008, в печ.). Полученные результаты позволяют уточнить систему рода *Primula* и подтверждают его секционное деление, но не всегда согласуются с делением рода на подроды по системе J. Richards (2003).

Виды рода *Cortusa* (три европейских образца *C. matthiolii* L. и наш образец *C. altaica*) при построении филогенетического дерева входят в одну из 4 клад, на которые разделяется род *Primula* и достоверно близки видам секции *Cortusoides*, что подтверждается высоким значением бутстрепа (93–97%). Подобные результаты по сравнению нуклеотидных последовательностей у видов рода *Primula* и *Cortusa* были

получены и другими авторами (Mast et al., 2001; Trift et al., 2002). Род *Cortusa* (x = 12) рядом авторов принимаемый как монотипный с одним видом *C. matthiolii* L., имеет широкий евроазиатский ареал и распадается в восточной части ареала на ряд мелких видов, фенотипически очень близких первоцветам секции *Cortusoides* (*P. kaufmanniana* Regel, *P. jesoana* Miq., *P. geranifolia* Hook.). От них кортузы отличаются только строением цветка: у всех *Cortusa* короткие тычиночные нити при основании соединены перепонкой в кольцо, тогда как у первоцветов тычиночные нити несросшиеся. Этот признак сближает род *Cortusa* с олиготипным родом *Kaufmannia* Regel, два среднеазиатских вида которого имеют тычиночные нити, сросшиеся в утолщенное кольцо. До сих пор нередки случаи ошибочного определения гербарного материала по кортузам и первоцветам секции *Cortusoides*. Полученные данные отвергают самостоятельность рода *Cortusa*, помещая его в качестве одной из вершинных групп секции *Cortusoides* Balf. f. рода *Primula*.

Исследования проводились при поддержке грантов РФФИ (07-04-00877а), интеграционного проекта СО РАН № 34, экспедиционных грантов СО РАН, 2001–2007 г.г. и гранта ДВО РАН (06-III-A-06-143).

Литература

Буш Е.А. Сем. 65. *Primulaceae* // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1926. С. 7– 81.

Ковтонюк Н.К., Аверкова Г.П., Пименова Е.А., Eveleigh P. Обоснование для внесения в Красную книгу России первоцвета йезского (семейство Первоцветные) // Проблемы красных книг регионов России: Материалы межрегональной научно-практической конференции (30 ноября –1 декабря 2006 г. Пермь). Пермь, 2006. С. 158–161.

Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые // Флора Сибири. Т. 11. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997а. С. 30–47.

Ковтонюк Н.К. История изучения систематики рода *Primula* L. в Сибири // Состояние и перспективы развития гербариев Сибири / Тез. докл. конф. посвящ. 100-летию со дня рождения Л.П. Сергиевской (8–9 апр. 1997. Томск). Томск, 1997б. С. 52–54.

Ковтонюк Н.К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 41–46, 160–163.

Ковтонюк Н.К. Семейство *Primulaceae* – Примуловые или Первоцветные // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука, 2005. С. 76–80.

Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А. Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (*Primulaceae*) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45. № 1. 16 с.

Федоров А.А. Первоцвет – *Primula* L. // Флора СССР. М.; Л., 1952. Т. 18. С. 111–202.

Флягина И.А. Местообитание первоцвета йезского в Сихотэ-Алинском заповеднике // Бюл. ГБС. 1978. Вып. 10. С. 37–38.

Kovtonyuk N.K. Family *Primulaceae* // Flora of Siberia. Vol. 11. *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). NH, USA. Science Publishers. Enfield, 2006. P. 37–56.

Mast A.R., Kelso S., Richards J., Lang D.J., Feller D.M., Conti E. Phylogenetic relationships in *Primula* L., and related genera (*Primulaceae*) based on noncoding chloroplast DNA // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 6. P. 1381–1400.

Linnaeus C. Species Plantarum. Ed. 1. Holmiae, 1753. Vol. 1. P. 144.

Morren E. 1873. Belg. Hortic. Vol. 23. P. 97.

Richards J. Primula. Illustrations by B. Edwards. New edition. Portland, Oregon: Timber Press, 2003. 348 p.

Takahashi H., Tsukui T. Primula jesoana Miq. // Miyabea. Illustrated Flora of Hokkaido. N 2. Primula. 1994. P. 4–5.

Trift I., Kallersjo M., Anderberg A. The Monophyly of *Primula* (*Primulaceae*) Evaluated by Analysis of Sequences from the Chloroplast Gene rbcL // Systematic Botany. 2002. Vol. 27. N 2. P. 396–407.

Turczaninow N.S. Catalogus plantarum in regionibus baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium // Bull. Soc. Nat. Moscow. 1838. Vol. 11. N 1. P. 99.

О ФИТОГЕОГРАФИИ РОДА *STACHYS* L. (*LABIATAE*)

Крестовская Т.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Приводятся сведения о распространении рода *Stachys*, центрах его видового разнообразия и о возможных путях миграции его видов. В начале сообщения указывается на некоторые данные по распространению родов подсемейства *Lamioideae*, а также наиболее крупных родов семейства *Labiatae* в целом.

Согласно последней сводке по классификации губоцветных – *Labiatae* (Harley et al., 2004) род *Stachys* относится к подсемейству *Lamioideae* Harley. В этом подсемействе, насчитывающем более 60 родов (~1/4 всех родов сем. *Labiatae*), род *Stachys* по числу видов (более 300) занимает ведущее положение. Другие круп-

ные роды подсемейства – род *Sideritis* (140 видов), *Phlomis* (100 в.), *Leucas* (100 в.), *Pogostemon* (80 в.) и некоторые др. значительно уступают ему по объему (большая же часть родов содержит от 3 до 20 (40 видов), треть родов являются монотипными). Представители этого подсемейства в подавляющем большинстве распространены в Старом Свете (в основном в Евразии, слабее в Северной и Южной Африке) большей частью в его теплоумеренных и субтропических областях. Только некоторые из них, например, *Leucas, Leonotis, Achirospermum* и *Anisomeles*, приурочены к тропикам Старого Света, произрастая там преимущественно в горных лесах. В Австралии распространены всего несколько видов рода *Pogostemon* и *Anisomeles*. Только несколько родов *Lamioideae* (помимо *Stachys*): *Synandra* (1 в.), *Brasoria* (2 в.), *Macbridea* (2 в.), *Warnockia* (1 в.), *Physostegia* (12 в.) распространены в Новом Свете и только в Сев. Америке. 1 вид рода *Leucas* встречается в тропиках Южн. Америки как заносный. Несколько родов – *Phyllostegia* (34 в.), *Stenogyne* (20 в.), *Haplostachys* (5 в.) встречаются на Гавайях и единично на других островах Океании. Таким образом, представители этого подсемейства преобладают в Северном полушарии Старого Света.

Наряду с тем, что род *Stachys* самый крупный род в подсемействе, он имеет и самый обширный ареал, который охватывает всю Евразию, за исключением ее арктических (кроме Европы), пустынных или высокогорных областей, от Атлантического до Тихого океана; всю Африку, кроме пустынных районов, в том числе Сахары, и влажных тропических лесов; Мадагаскар, а также Сев., Центр. и Южн. Америку (отсутствуя в области Гвианского нагорья, в лесах Амазонии и территории юга Южн. Америки). Это единственный род подсемейства, который произрастает в Старом и в Новом Свете. На островах Океании *S. arvensis* (однолетник из секц. *Campanistrum*) распространен как (?) натурализовавшийся вид. В Австралии и в Новой Зеландии *Stachys* в составе естественной флоры отсутствует, *S. arvensis* приводится в ней в качестве заносного вида. Всего же в Европе сосредоточено 53 вида, более 100 видов в Азии, около 80 в Африке, 13 видов на Мадагаскаре, около 60 в. в Сев. Америке, порядка 10 видов в Центр. Америке и около 30 видов в Южн. Америке. Общих видов между Европой и Сев. Африкой около 10. Между Африкой и Азией – 4 (? 5). Между Евразией и Сев. Америкой два – *Stachys palustris* и *S. aspera*, эти виды входят в состав их естественной флоры. Общий вид между Европой, Сев. и Южн. Америкой – *S. arvensis*, но в Новом Свете этот вид распространен лишь вдоль восточных и западных побережий океанов (как натурализовавшийся).

Почти космополитное распространение, как у рода *Stachys*, – достаточно редкое явление и в масштабах всего семейства *Labiatae*. В этом смысле, сравниться с ним или превзойти могут только почти космополитный род *Salvia* (900 в.) из подсемейства *Nepetoideae* (Harley et al., 2004), приуроченный как к теплоумеренным, так и к тропическим областям Старого и Нового Света, род *Scutellaria* (360 в.) из подсем. *Scutellarioideae*, более тяготеющий к их теплоумеренным областям, а также субкосмополитный род *Teucrium* (250 в.) из подсем. *Ajugoideae*, с центром видового многообразия в Средиземноморье. Другие крупные роды сем. *Labiatae* не имеют столь широкого распространения, так род *Clerodendrum* (500 в.) из подсем. *Ajugoideae* является палеотропическим и в меньшей степени неотропическим родом и слабо представлен в умеренной зоне, род *Plectranthus* (300 в.) приурочен к тропикам Старого Света, род *Vitex* (250 в.) из подсем. *Viticoideae* сконцентрирован в тропиках и Старого и Нового Света и т. д.

Более подробно о географии *Stachys*, в том числе и с учетом распределения по флористическим областям и провинциям, принятым у А.Л. Тахтаджяна (1978).

В Старом Свете максимальное разнообразие видов *Stachys* приурочено к территории Средиземноморья и Юго-Западной Азии (Средиземноморской области и Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской обл. Средиземноморского подцарства Голарктиса). Здесь сосредоточено более120 видов из 22-х секций. Многие из секций (14) и подсекций (4) являются эндемичными для этих областей (секц. *Mucronatae*, секц. *Infrarosularis*, секц. *Roseostachys*, подсекц. *Circinatae* секции. *Stachys*, секц. *Candida*, секц. *Swainsoniana*, секц. *Fragilicaulis*; подсекц. *Distantes*, подсекц. *Rosulatae*, подсекц. *Spinosae* секции *Olisia*; секц. *Corsica*, секц. *Pseudosideritopsis*, секц. *Neurocalyx*, секц. *Satureoides*, секц. *Thamnostachys*, секц. *Aucheriana*, секц. *Zietenia*). Ареалы этих секций не являются обширными или протяженными, а значительное число их видов представлено однолетниками.

Второй по многообразию видов *Stachys* в Старом Свете является территория Южной Африки (42 в.), где распространение видов приурочено к Капской области Капского царства, области Карру-Намиба и югу Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области Африканского подцарства Палеотрописа. 17 видов Южно-Африканского центра относится к секции *Ambleja*. С территории Южной Африки нами описан новый монотипный род *Labiatae – Lamiostachys* (Крестовская, 2006).

Несколько меньше (около 10 в.) приурочено к территории Восточной Африки (Сомало-Эфиопская пров. Эритрео-Аравийской подобласти) и Мадагаскара (Мадагаскарского подцарства) – 13 видов. Большинство мадагаскарских видов – эндемики и не имеют четких родственных связей с видами из других секций.

Небольшой по числу видов (около 10), но также значимый центр видового разнообразия сосредоточен в Западногималайской провинции. Оттуда нами описан новый монотипный род *Menitskia* (Крестовская, 2006а), его единственный вид *M. tibetica* ранее рассматривался в составе рода *Stachys*. В этом регионе также сосредоточены центры видового разнообразия других крупных родов *Labiatae*, например, *Scutellaria*.

В Новом Свете максимальное видовое разнообразие сосредоточено в Мексике (в ее Нагорно-Мексиканской провинции Мадреанской области одноименного подцарства Голарктиса) – около 35 видов. Несколько меньшее разнообразие имеет место в Сев. и Центр. Андах в Южной Америке (Андийской области Неотрописа) – около 25 видов.

Важное место в осмыслении возможных путей развития рода принадлежит анализу распространения видов секции *Ambleja* (40 в.). Это единственная секция рода, представленная в том числе и кустарниковой жизненной формой (виды подсемейств, находящиеся в основании системы *Labiatae* (Harley et al., 2004), обладают древесной или полудревесной, а не травянистой, жизненной формой). 11 ее видов произрастают в Юго-Западной Азии (восток Восточносредиземноморской пров. Средиземноморской области и большая часть провинций Переднеазиатской подобласти Ирано-Туранской обл.). На внетропической части Аравийского полуострова 3 вида и в Сев. Африке – 2 вида (Египетско-Аравийская провинция Сахаро-Аравийской области). Ареал также распространяется в Южной Аравии – 1 (?2) вид (Южноаравийская пров. Эритрео-Аравийской подобласти) и в Восточой Африке – 10 видов (Сомало-Эфиопская пров. той же подобласти). В Южной Африке распространено 13 видов (юг Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области, область Карру-Намиба и Капская область). Общим видом для территории Азии и Африки в этой секции является ? *S. schimperi*.

Возможно, именно эту секцию следует считать одной из древних в роде (наличие кустарниковой жизненной формы, более примитивные соцветия и др.), а распространение ее видов укладывается в классическую схему миграции видов ксерофильной «Флоры Welwitschia», которая по мнению М.Г. Попова (1927, 1963) сложилась и развилась на юге Африки, откуда распространилась впоследствии по всем пустынным и ксерофильным областям Старого Света. «...Многие первично-пустынные типы, имея основную область развития в ксерофильных формациях Южной, реже Тропической Африки... после большого перерыва появляются в... пустынях Передней и Средней Азии в виде изолированных географически реликтовых видов. Иначе говоря, в пустынях Азии мы находим древние реликты пустынной флоры Южной Африки...» (Попов, 1927, с. 278).

Самый обширный и протяженный ареал имеет типовая секция *Stachys* (около35 видов). Он охватывает Евразию (19 в.) от Атлантического до Тихого океана в наибольшей степени в пределах Бореального подцарства Голарктиса (в Циркумбореальной и Восточно-Азиатской обл.), за исключением его арктических (кроме Европы) территорий (Арктической провинции Циркумбореальной обл.), в меньшей степени в пределах Средиземноморского подцарства, за исключением пустынных (Сахаро-Аравийская обл., ряд провинций Ирано-Туранской обл.) или высокогорных районов. Всего 4 вида секции представлено в Индийской, Индокитайской и Малезийской (1 в.) областях Палеотрописа. В Сев. Америке ее ареал простирается от Тихого до Атлантического океана, в пределах Бореального подцарства Голарктиса (исключая Арктическую провинцию). В Мадреанской области количество видов существенно уменьшается (почти полностью отсутствуя в пустынных районах от Калифорнии до Техаса – Сонорской провинции Мадреанской области). Также ареал секции (3 в.) простирается в Северной Африке (Юго-западносредиземноморская и Южносредиземноморская пров.). Среди остальных видов секции самый обширный ареал в ней принадлежит *Stachys palustris* – практически вся перечисленная выше территория Евразии, за исключением некоторых ее районов, указанных ранее, а также исключая Сев. Африку. *S palustris* – единственный вид рода, проникающий в Европейскую Арктику. В Северной Америке его ареал приурочен к востоку Циркумбореальной и Атлантическо-Североамериканской областей.

Анализ распространения видов секции *Stachys* представляет интерес поскольку, по-видимому, с представителями именно этой секции следует связывать пути проникновения рода *Stachys* из «Евразии» в Северную Америку. Это проникновение могло происходить двумя путями: один из них, более ранний, мог осуществляться между Европой и Сев. Америкой в Эоцене, другой, более поздний путь, шел через Берингию в составе теплоумеренной лесной флоры, которая в дальнейшем продвигалась к югу, и на определенном этапе виды *Stachys* могли проникнуть в Южную Америку. Вероятно, дальнейшие изменения климата способствовали формированию новых американских секций, виды которых мы можем видеть на территории современной Мексики, а также в Андийской области.

Также заслуживает внимания секц. *Calostachys* (характеризующаяся длинной трубкой венчика), у которой все виды (7), кроме одного распространены в Северной (Калифорнийская, Нагорно-Мексиканская пров.), а также в Южной Америке (Североандийская пров.). Единственный вид, *S. thunbergii*, распространен в Южной Африке. *Calostachys* – единственная общая секция для континентов Сев. и Южн. Америки и Африки. Такая дизъюнкция, возможно, является свидетельством существования каких-то, неизвестных нам, древних связей, имевшихся в роде. Американские виды этой секции опыляются колибри, а африканский вид – длиннохоботковыми мухами.

Достаточно обширный ареал занимает секц. *Prostratae* Krestovsk. (19 в.), ранее рассматривавшаяся в составе типовой секции *Stachys*. Ее представители (стелющиеся травы) распространены преимущественно в горных районах Центральной, Восточной и Южной Африки (Гвинео-Конголезская область, Сомало-Эфиопская пров., юг Замбезийской подобласти Судано-Замбезийской области и Капская область).

Представляет интерес ареал секции *Eriostomum*, имеющий достаточную протяженность. Он охватывает большую часть Европы (Центральноевропейскую, Балканскую, Эвксинскую, Кавказскую, юг Восточноевропейской пров., почти всю Средиземноморскую область), Сев. Африку (Южносредиземноморская пров.), Юго-Западную Азию (большую часть Переднеазиатской подобл.), доходя до отрогов Западных Гималаев (Западногималайская пров.). Виды этой секции (28) хорошо отличаются от видов других секций своими многоцветковыми «мутовками» с многочисленными выраженными прицветниками. Возможно, эта секция находится в фазе активного развития, в ней происходят процессы современного формообразования (многие виды довольно слабо дифференцированы друг от друга и представляют из себя сложные полиморфные комплексы, как например, группа видов *S. germanica*).

Таксон *Betonica* мы склонны рассматривать в ранге самостоятельного рода.

Анализ распространения видов рода *Stachys* и его основных внутриродовых подразделений может значительно прояснить и облегчить разработку его системы, а также помочь выработке представлений о том, как и в каких направлениях происходило его становление и развитие.

Литература

Крестовская Т.В. Новый род семейства *Labiatae* из Южной Африки // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1255–1259.

Крестовская Т.В. Menitskia – новый род семейства *Labiatae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 12. С. 1892–1894.

Попов М.Г. Основные черты развития Флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. Гос. Ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239–292.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 136 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Harley R.M., Atkins S.A., Budantsev A.L. et al. Labiatae / Ed. by K. Kubitzki // The Families and Genera of Vascular Plants / Ed. vol. by J.W. Kadereit. Flowering Plants, *Dicotyledons*: *Lamiales*. Berlin–Heidelberg, 2004. Vol. 7. P. 167–275.

К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГЕНИИ СЕКЦИЙ *MULTIFIDAE* (RYDB.) JUZ. И *NIVEAE* (RYDB.) JUZ. РОДА *POTENTILLA* L.

Курбатский В.И.

Томск, Томский государственный университет

В секции *Multifidae* (Rydb.) Juz. рода *Potentilla* L. обращает на себя внимание весьма своеобразный вид *P. verticillaris* Stephan ex Willd., стоящий как бы особняком от остальных видов секции. И. Сояк (Sojak, 1986) полагает, что *P. verticillaris* является представителем одной из ранних групп видов, возникших в результате гибридизации видов секций *Niveae* (Rydb.) Juz. и *Multifidae*. К представителям со стороны секции *Niveae* он относит *P. leucophylla* Pall. или его предшественника, со стороны секции *Multifidae* – примитивные виды групп *P. multifida* s.l. или *P. sericea* L. s.l. Отмечая уникальность строения листа вида среди остальных представителей секции *Multifidae*, он допускает также возможность происхождения *P. verticillaris* от *P. sischanensis* Bunge ex Lehmann в результате уменьшения числа зубцов или сегментов листочков при одновременном увеличении степени рассеченности листочков. Нами (Курбатский, 1984а, 1986, 1991) листья *P. verticillaris* по структуре сближаются с листьями типа *Dasiphora parvifolia* (Fisher ex Lehm.) Juz. или *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., листья этих трех видов относятся нами к пучковато-перисто-сложным листьям, которые мы рассматриваем в качестве исходных для листьев рода *Potentilla* s.str. Соответственно в этом случае лист *P. verticillaris* можно принять в качестве исходного и для листьев видов секции *Multifidae*. Другой характерной чертой *P. verticillaris* является наличие густого опушения из белых волосков на остатках прилистников при основании растений, довольно частое наличие пленчатых выростов и шипов на зрелых орешках вида. Указанные отличительные особенности в строении листа и поверхности орешка *P. verticillaris* свидетельствуют, по-видимому, о глубокой или, по крайней мере, весьма значительной обособленности вида в секции *Multifidae* и дают основание, полагаем мы, для выделения в пределах секции самостоятельного таксона – подсекции *Verticillaris*, к которой и должен быть отнесен вышеупомянутый вид.

Sect. *Multifidae* (Rydb.) Juz. subsect. *Verticillaris* Kurbatsky subsect. nov.

Residua stipularum vetustum basi plantae dense albo-hirsuta. Foliola folia radicalia (3)4–6 juga, in 2(3) segmentis linearis, fililinearis, ad basin vel fere ad basin dissecta, subtus alba-tomentosa. Segmenta qujusque paris foliorum verticillasti efformant. Nuculae maturae plerumque rugosae, saepe cum excrescentiis scariosis vel aculeiformes.

Typus: *P. verticillaris* Willd. ex Schlecht.

Остатки старых прилистников при основании растения густо- беловолосистые. Листочки прикорневых листьев в числе (3)4–6 пар, до или почти до основания рассечены на 2 (3) линейных и нитевидно-линейных сегментов, снизу беловойлочные. Сегменты каждой пары листочков образуют ложную мутовку. Зрелые орешки обычно морщинистые, часто с пленчатыми или шиповидными выростами.

Тип: *P. verticillaris* Willd. ex Schlecht.

Монотипная подсекция.

Весьма самобытным видом в секции *Niveae* является *P. leucophylla* Pallas, характеризующийся наличием кожистых листьев, специфической формой листочков (продолговато-ланцетные, крупно городчато-зубчатые, с широкими, обычно тупыми зубцами), густо-беловолосистыми остатками прилистников при основании растений, наличием пленчатых и шиповидных выростов на зрелых орешках. Т. Вольф (Wolf, 1908), И. Сояк (Sojak, 1986) сближают этот вид с *P. discolor*. И. Сояк при этом с одной стороны допускает, что *P. leucophylla* или его возможный предок в результате гибридизационных процессов с примитивными видами из секции *Multifidae* мог дать начало линии *P. discolor – P. peterae* Hand.-Mazz. *– P. sischanensis – P. verticillaris*, с другой – не исключает возникновение *P. leucophylla* от комплекса *P. discolor – P. peterae* в результате редукции числа листочков. Нетрудно заметить близость *P. leucophylla* по вышеперечисленным признакам, за исключением формы листочков, к *P. verticillaris*. Согласно данным проведенных нами анатомических исследований (Курбатский, 2005, 2006) эти виды близки между собой также по анатомическому строению перикарпия и черешка листьев, при этом по анатомическому строению черешка они резко отличаются от всех остальных изученных нами видов *Potentilla* и близких родов *Dasyphora* и *Comarum*. Оба вида (*P. leucophylla* и *P. verticillaris*) характеризуются также сходным распространением и древним возрастом (Курбатский 1984, 1986; Sojak, 1986). Вероятно, в пользу наличия общих черт между этими видами можно трактовать и существование гибридогенного вида *P. sergievskajae* Peschova, родительскими формами которого являются *P. leucophylla* и *P. verticillaris*. С остальными видами рода *Potentilla*, насколько нам известно, два указанных вида практически не гибридизируют. Согласно И. Сояку (Sojak, 1986), *P. leucophylla* гибридизирует в редких случаях только с *P. coriaceae* (секция *Niveae*). Принимая во внимание отличительные особенности *P. leucophylla*, его обособленность, древний возраст и близость вида по ряду признаков к *P. verticillaris*, мы считаем рассматриваем *P. leucophylla* в качестве исходного или одного из исходных представителей для видов секции *Niveae.* При этом мы считаем возможным выделение *P. leucophylla* и родственного ему *P. sergievskajae* в самостоятельную подсекцию (*Leucophyllae*) секции *Niveae*.

Sect. *Niveae* (Rydb.) Juz. subsect. *Leucophyllae* Kurbatsky subsect. nov.

Residua stipularum vetustum basi plantae dense albo-hirsuta. Folia radicalia coreacea, ternata vel 2–3-juga, subtus alba-tomentosa. Nuculae maturae cum excrescentiis scariosis vel aculeiformes.

Typus: *P. leucophylla* Pallas.

Остатки старых прилистников при основании растения густо беловолосистые. Прикорневые листья кожистые, тройчатые или с 2–3 парами листочков, снизу беловойлочные. Зрелые орешки с пленчатыми и шиповидными выростами.

Typus: *P. leucophylla* Pallas.

Литература

Курбатский В.И. Род *Potentilla* L. в горах Южной Сибири. Автореф. дис. …канд. биол. наук. Томск, 1984а. 18 с.

Курбатский В.И. Лапчатки гор Южной Сибири и их генетические связи // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 209–222.

Курбатский В.И. К вопросу о происхождении листа двудольных растений (на примере семейств *Fabaceae* и *Rosaceae*). Сообщение II // Сибир. биол. журн. 1991. Вып. 5. С. 67–71.

Курбатский В.И. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры сибирских представителей *Potentilla* L., *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и его значение для систематики и филогении // Систематич. зам. по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томск. гос. ун-те. Томск, 2005. Вып. 95. С. 9–17.

Курбатский В.И. Анатомическое строение черешка листа сибирских представителей *Potentilla* L. и близких родов *Dasiphora* Raf. и *Comarum* L. и возможность его использования для целей систематики // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул-Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2006. Вып. 12. С. 73–77.

Sojak J. Notes on *Potentilla*. I. Hybridogenous species derived from intersectional hybrids of sect. *Niveae* X sect. *Multifidae* // Botanische Jahrbucher. 1986. Bd. 106. S. 146–210.

Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibliot. Bot. (Stuttgart), 1908. H. 71. 714 s.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ *CORYDALIS* DC. (СЕМ. *FUMARIACEAE*)

Михайлова М.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В ископаемом состоянии хохлатки пока неизвестны. Судить о наиболее вероятных направлениях эволюции в пределах этого рода приходится на основе разностороннего изучения современных видов и, прежде всего, их морфологических особенностей. В роде *Corydalis* насчитывают около 450 видов травянистых расте-

ний, объединенных в 40–42 секции, свойственных Северному полушарию. Видовым разнообразием выделяется Юго-Восточный Китай, Гималаи, ряд горных систем Средней Азии, Тибет, где хохлатки представлены 92 видами и входят в десятку наиболее многочисленных родов. В роде 240 эндемиков. Эволюция рода шла в нескольких основных направлениях.

1. Увеличение разнообразия жизненных форм (Безделева, 1976). Они отличаются: по продолжительности жизни (многолетники, двулетники, однолетники); по ритму сезонного развития (летнезимнезеленые, летнезеленые, весеннезеленые); по способу нарастания (моноподиальное и симподиальное); по структуре годичного побега (розеточные, полурозеточеые, удлиненные); по расположению почек возобновления (хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, терофиты).

2. Увеличение специализации структур подземных органов: стержнекорневые многолетники, двулетники и однолетники с моноподиальным и симподиальным возобновлением; стержнекорневые многолетники с каудексом, корневищно-стержнекорневые виды; корневищные виды; столонообразующая форма, в формировании которой принимают участие утолщенные базальные междоузлия годичного побега, а также утолщенные основания отходящих от этого побега столонов; клубни различной природы и генезиса: многолетние моноподиально нарастающие клубни стеблевого происхождения; моноподиально нарастающие, но ежегодно замещающиеся клубни стеблевого происхождения, когда новый клубень формируется под клубнем предыдущего года; многолетние клубневые формы с симподиальным способом возобновления и ежегодно замещающимся клубнем, где новый клубень образуется внутри старого; многолетние клубневые формы с симподиальным способом возобновления и клубнем смешанного стебле-корневого происхождения; многолетние формы с клубнями корневого происхождения – корневыми шишками. Органы подземной сферы являются важным секционным признаком в систематике хохлаток.

3. Увеличение разнообразия форм и размеров отдельных структур цветка: рыльца, нектарника, семени. Рыльце верхушечное, маленькое, уплощенное в боковой плоскости или объемное, крайне разнообразное по форме. Рыльцевая поверхность в виде сосочков. Этот признак широко используется для выделения секций (Fedde, 1936; Ryberg, 1960; Михайлова, 1983, 1999, 2000; Liden, 1986, 1995; Oh, Kim, 1988; Wu Cheng-Yih, 1999).

Нектарник, формирующийся из основания одной тычиночной нити, расположен в шпорце верхнего наружного лепестка. Он состоит из ножки и головки, форма, соотношение и размеры которых являются секционным признаком (Liden, 1986; Безделева, 1988). Эволюция нектарника в роде *Corydalis* возможно шла по пути уменьшения длины ножки и увеличения объема головки. Наиболее примитивные нектарники у видов секции *Archaeocapnos.* Они напоминают по форме палочку 1–1,5 см дл. с тонкой ножкой 8,5–14 мм дл., которая переходит в короткую, прямую или слабо изогнутую головку. Диаметр головки и ножки почти одинаков. Эволюционно продвинутые нектарники у видов секции *Sophorocapnos*, 1,5–2,5 мм дл., головка бобовидной формы, ножка очень короткая, менее 1 мм дл. Монотипная секция *Ceratotuber* имеет нектарники без ножки, 1,5–2 мм дл. слабо изогнутые на верхушке.

Семена хохлаток неправильно округлой или почковидной формы, черные блестящие или матовые с придатком карункулой или без него. Форма и размеры карункулы, особенности ее прикрепления, а также рисунок семенной кожуры – признаки ранга секций (Ohwi, 1943; Михайлова, 1983; Безделева 1988). Ряд исследователей (Fukuhara, 1995, 1999; Liden, 1995, 1997) придают особое значение области рубчика семени, строению эндотесты и экзотесты, строению перикарпия. По их мнению, эти признаки коррелируют с генетическими данными, что позволило им выделить из рода *Corydalis* два самостоятельных рода *Capnoides* и *Pseudofumaria*. Род *Corydalis* был разделен на три подрода *Chremnocapnos, Sophorocapnos*, *Corydalis*. Нами также было предпринято изучение строения перикарпия 34 видов хохлаток, принадлежащих к 17 секциям, с целью выявления новых диагностических признаков для систематики и филогении. Виды различаются по степени утолщения клеточных стенок экзокарпия и эндокарпия, наличием папилл в эндокарпии, конфигурацией сутуральной зоны на поперечном срезе, формой склеренхимного тяжа в этой зоне. Совокупность признаков строения перикарпия может быть использована в систематике на видовом уровне. Для разграничения таксонов надвидового ранга эти признаки недостаточно надежны, но остаются полезными при характеристике однородности секций (Михайлова и др., 2003, 2005, 2008).

Попытка воссоздать в общих чертах возможный морфологический облик гипотетического предка предполагает существование летнезеленого стержневого травянистого поликарпика, длительно моноподиально нарастающего, с розеткообразующими полициклическими побегами, с большим числом вильчато разделенных листьев в розетке; цветки с крупным нектарником с длиной ножкой и маленькой головкой; крупные плоды с баллистическим способом распространения семян с маленькой карункулой. Предок мог обитать в довольно влажных горных лесах, где и сейчас можно встретить наиболее архаичные виды рода. Секции *Capnogorium*, *Archaeocapnos*, *Bilobatae* имеют ряд архаичных черт и большинством авторов помешаются в основание системы рода.

Дальнейшее развитие жизненных форм и подземных органов связано с экологической эволюцией, которая шла двумя основными путями. Первый путь – ксерофитизация, связан с выходом на более сухие откры-

тые местообитания, в том числе скальные. По мнению М.Г. Попова (1953, 1957), от арктотретичной группы лесных хохлаток типа *Corydalis nobilis* развились ксерофитные секции *Strictae* и *Flabellatae*, *Flaccidae*. Процесс адаптации шел здесь по пути выработки приспособлений к перенесению сухости: жесткие побеги с развитыми механическими тканями, плотные, опушенные листья, волокнистая корневая система, проникающая глубоко в почву. Благодаря ксероморфным защитным приспособлениям виды этой группы сохранили вегетацию в течение всего лета. Некоторые авторы сюда же относят возникновение монокарпиков, в том числе и однолетних (Безделева, 1976). В структуре их вегетативных органов присутствуют такие предковые черты, как полурозеточная структура побега и стержневая корневая система. Эволюционная продвинутость однолетников выразилась в резком ускорении жизненного цикла, в интенсификации смены поколений. Однако в этом направлении не возникла способность к вегетативному размножению.

Вторая линия экологической эволюции – мезоморфная. Она привела к интенсификации смены поколений за счет сокращения малого жизненного цикла и возникновения вегетативного размножения (Безделева, 1976). Формирование секций *Corydalis*, *Bulbocapnos*, *Ceratotuber* вероятно связано с расселением хохлаток под полог листопадных лесов. Предпосылкой для такого расселения, возможно, послужил комплекс благоприятных условий почвенного питания, увлажнения и освещения, характерный для листопадных лесов в весенний период. Избыток влаги и богатое минеральное питание в поверхностных слоях почвы могли способствовать утрате глубокой стержневой корневой системы, а продуктивный фотосинтез весной – формированию запасающих органов в виде разнообразных клубней.

Редукцию главного корня можно проследить на следующих примерах: у *Corydalis nobilis* он сохраняется в течение всей жизни; у видов секции *Dactylotuber* часть главного корня входит в состав клубня и сохраняется в течение всей жизни особи; у клубневых хохлаток других секций главный корень отмирает уже после первого года жизни и заменяется системой придаточных корней.

В лесу растения должны были приспособиться к резкой смене экологических условий по сезонам. Это вело к сокращению периода активной вегетации и выработке эфемероизации. Ритмика видов, переселившихся под полог листопадных лесов, изменилась от летнезеленого типа к весеннезеленому через стадию весеннелетнезеленого, что в свою очередь сопровождается олигомеризацией метамеров и уменьшением абсолютных размеров растения (Безделева, 1976).

Способность к вегетативному размножению у клубневых и не клубневых видов различна. Так у *Corydalis gigantea* на последних этапах онтогенеза образуются корневища. У всех видов секции *Corydalis* формируются два клубня замещения в средневозрастном и старом генеративном периоде. У *C. remota* и *C. bracteata* формируются клубни размножения (Безделева, 1976). У хохлатки Буша (вегетативного однолетника) особенно ярко выражено вегетативное размножение, которое включает ежегодный распад всех материнских особей, размножение клубнями размножения, размножение участками столонов с почками возобновления при механическом повреждении особи. Возникновение в этой линии эволюции способности к вегетативному размножению и общим ускорением интенсификации жизненных процессов значительно расширили возможности этой группы.

Мезоморфная линия эволюции, вероятно, определила направление развития всех клубневых групп, представленных исключительно растениями ранневесеннего цикла развития. Формирование клубневых видов складывалось, по-видимому, по нескольким параллельным направлениям от разных исходных предковых форм. В пользу такого предположения свидетельствует сходство у ряда таксонов деталей морфологии генеративных органов у клубневых и не клубневых секций. Так клубневые секции *Bulbocapnos* и значительная часть видов *Corydalis* обнаруживают явное сходство с не клубневой секцией *Capnogorium (Corydalis nobilis)* в строении рыльца пестика, семян и наличии у них свободного выроста, к которому прикрепляется карункула. Такое же сходство наблюдается у клубневых видов секции *Leonticoides* и не клубневой *Chrysocapnos* (Михайлова, 1983).

Наличие параллелизма в происхождении клубневых хохлаток от не клубневых в значительной мере определяет наш подход к систематике рода, где мы выделяем только секции. Таким образом, секция в роде *Corydalis* учитывает жизненную форму, особенности строения органов подземной сферы, детали морфологии цветка, в частности, строение рыльца, нектарника и семени. Секции, выделенные с учетом перечисленных признаков, оказываются наиболее однородными. Таковы секции *Archaeocapnos, Chrysocapnos, Sophorocapnos, Flabellataea, Strictae, Leonticoides Dactilotuber* и другие.

Литература

Безделева Т.А. Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent: Автореф. дис. …канд. биол. наук. М.,1976. 16 с.

Безделева Т.А., Кочура Н.Н. Род *Corydalis* Vent. на Дальнем Востоке // Комаровские чтения. 1988. Вып. 35. С. 123–146.

Михайлова М.А. Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР: Автореф. дис. …канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.

Михайлова М.А. К систематике кавказских желтоцветковых хохлаток из секции *Dactilotuberp* рода *Corydalis (Fumariaceae) //* Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С 109–113.

Михайлова М.А. К систематике секции *Oreocapnos* рода *Corydalis (Fumariaceae)* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 180–182.

Михайлова М.А., Борисовская Г.М., Ходорова Н.Б. Строение перикарпия у видов рода *Corydalis (Fumariaceae)* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 59–67.

Михайлова М.А., Борисовская Г.М., Ходорова Н.Б. Строение коробочек представителей секции *Sophorocapnos* и *Ramoso-sibiricae* рода *Corydalis (Fumariaceae)* // Вест. СПбГУ. 2005. Сер. 3. Вып. 1. С. 25–34.

Михайлова М.А., Ходорова Н.Б. К карпологии хохлаток рода *Corydalis (Fumariaceae)* // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 41–58.

Попов М.Г. Заметка о роде *Corydalis* DC. // Ботан. материалы. 1953. Т. 15. С. 47–53.

Попов М.Г. О взаимоотношениях и истории родов *Papaver* и *Roemeria* // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1389–1397.

Fedde F. Papaveraceae // Engler A. und Prantl K.Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1936. Bd. 17 b. S. 121–136.

Fukuhara T., Liden M. Pericarp anatomy in *Fumariaceae – Fumarioideae* // Bot. Jahrb. Syst. 1995. Vol. 117. N 4. P. 499–530.

Fukuhara T. Seed and funicle morphology of *Fumariaceae – Fumarioideae*: systematic implications and evolutionary patterns // Int. Plant Sci 1999. Vol. 160. N 1. P. 151–180.

Liden M. Synopsis of *Fumarioideae (Papaveraceae)* with a monograph of the tribe *Fumarieae* // Opera Bot. 1986. N. 88. P. 1–133.

Liden M. Seed coat anatomy and phylogeny in *Fumariacea* // Bot. J. Linn. Soc. 1995. N. 119. P. 323–365.

Liden M., Fukuhara T. Phyloogeny and classification of *Fumariacea,* with emphasis on *Dicenntra* s. l., based on the plastid gene rps16 intron // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 206. P. 411–420.

Ohwi J. Corydalis pallida and its allies of Japan // Acta phitotasonomica et geobotanica Phytogeographica. 1943. N. 13. P. 174–178.

Oh B.U., Kim Y.S. The taxonomic characters of Korean *Corydalis (Fumariaceae)* and its significance in phylogenetik considereation // Korean J. Plant. Tax. 1988. Vol. 18. P. 33–51.

Ryberg M.A. Morphological study of *Fumariacea* and taxonomic significance of the characters examined // Acta Horti Bergiani. 1960. Vol. 19. N. 4. P. 1–248.

Wu Cheng-Yih. Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1999. Vol. 32. P. 96–599.

О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ *PAPAVER* И *ROEMERIA* (*PAPAVERACEAE*)

Михеев А.Д.

Пятигорск, Эколого-ботаническая станция (филиал БИН РАН)

В процессе систематической обработки некоторых таксонов флоры Кавказа мы столкнулись с тем, насколько важно выявить тот или иной подход в решении таксономических и номенклатурных вопросов. Значительную трудность представили, в частности, роды *Papaver* и *Roemeria,* работа над которыми потребовала существенно иной оценки их систематической структуры и путей эволюции в сравнении с оценками, принимавшимися более ранними авторами. При этом нами выявлены некоторые особенности, позволившие, на наш взгляд, более правильно представить систематическую структуру изученных таксонов.

Род *Papaver*

Более всего внимания в роде *Papaver* мы уделили систематике секции *Rhoeadium* Spach, как наименее изученной, а также секции *Argemonidium* Spach.

Еще ранее наблюдения в природе за видами секции *Rhoeadium* Кавказа привели нас к следующему выводу: виды секции *Rhoeadium* четко делятся по биологическим и сопряженным с ними морфологическим признакам на две группы с различными эволюционными потенциями: автогамные и аллогамные (Михеев, 1986).

Sect. *Rhoeadium* Spach

Subsect. 1. *Rhoeadium* (2n = 14)

1. *P. rhoeas* L.

2. *P. arenarium* Bieb.

3. *P. commutatum* Fisch. et C. A. Mey.

4. *P. bipinnatum* C. A. Mey.

5. *P. schelkownikowii* N. Busch

6. *P. chelidoniifolium* Boiss. et Buhse

Subsect. 2. *Dubia* Mikheev (Sect. *Dubia* Mikheev)

7. *P. laevigatum* Bieb., aggr. (полиплоидный ряд)

7a. *P. litwinowii* Fedde (2n = 14)

7b. *P. maeoticum* Klok. (2n = 28)

7c. *P. lacerum* Popov (2n = 28)

7d. *P. laevigatum* Bieb. (2n = 28)

7e. *P. odessanum* Mikheev (2n = 42) (Зап. Европа, Крым)
8. *P. dubium* L. aggr. (полиплоидный ряд)
8a. *P. tichomirovii* Mikheev (2n = 28)
8b. *P. dubium* L. (2n = 42) (Зап. Европа)
9. *P. stevenianum* Mikheev aggr. (полиплоидный ряд)
9a. *P. alberti* Mikheev (2n = 28)
9b. *P. stevenianum* Mikheev (2n = 42)
10. *P. albiflorum* Pacz., aggr.
10a. *P. albiflorum* Pacz. (2n = 28) (Украина)
10b. *P. paczoskii* Mikheev (2n = 28)
10c. *P. austromoravicum* Kubat (2n = 28) из Чехословакии
11. *P. maschukense* Mikheev (2n = 28) (стоит особняком, родственные связи неясны).

Секция *Argemonidium* Spach. Как и в секции *Rhoeadium* виды секции *Argemonidium* делятся на: автогамные, эфемерно- и мелкоцветковые (*P. hybridum* (2n = 14), *P. desertorum* (2n = 28), *P. argemone* (2n = 14), и аллогамные, крупноцветковые с долго живущим цветком: *P. pavoninum*, *P. ocellatum* (2n = 14).

Поэтому резонно подразделить секцию *Argemonidium* аналогично секции Rhoeadium на 2 подсекции: subsect. *Argemonidium* и subsect. *Pavonina* Mikheev.

Система известных нам видов секции *Argemonidium* выглядит следующим образом.

Sect. *Argemonidium* Spach
Subsect. *Pavonina* Mikheev
1. *P. pavoninum* Schrenk (2n = 14)
2. *P. ocellatum* Woronow (2n = 14) (возможно, подвид первого, или его синоним)
Subsect. *Argemonidium*
3. *P. argemone* L. aggr.
3a. *P. argemone* L. (2n = 14)
3b. *P. desertorum* Grossh. (2n = 28)
4. *P. hybridum* L. (2n = 14).

Род *Roemeria* Medik.

Явление изменчивости, параллельной видам секций *Rhoeadium* и *Argemonidium* рода *Papaver*, свойственно также роду *Roemeria*. Как и у рассмотренных выше секций, виды *Roemeria* делятся на мелкоцветковые автогамные и крупноцветковые аллогамные. В соответствии с этим мы считаем необходимым подразделить этот род на 2 таксона.

В результате система рода *Roemeria* принимает следующий вид:

Род *Roemeria* Medik.
Sect. *Roemeria*
Subsect. 1. *Refractae* Mikheev
1. *R. refracta* DC.
Subsect. 2. *Roemeria*
2. *R. hybrida* L. aggr.
2a. *R. hybrida* L.
2b. *R. dodecandra* (Forssk.) Stapf.

С точки зрения полученной стройной картины параллельной изменчивости рассмотренных таксонов *Papaveraceae* кажутся неубедительными попытки некоторых систематиков переносить автогамные виды *Papaver* секции *Argemonidium* в род *Roemeria*, а аллогамную *Roemeria* – в род *Papaver*.

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae* выражается не только в выше приведенных фактах. Оно распространено также и в пределах отдельных видов (прямые или изогнутые плодоножки, отстоящие или прижатые щетинки на цветоносах и др.).

Явление параллельной изменчивости в семействе *Papaveraceae*, безусловно, связано с явлением сетчатой эволюции. Мы вовсе не убеждены, что приведенные полиплоидные ряды является автополиплоидами, а скорее уверены в их аллополиплоидии, на что указывает факт вхождения в такие ряды не по одному виду с равной плоидностью, и что указывает на явление рекомбинационной изменчивости; особенно это касается тетраплоидов. В этом смысле эволюция в семействе *Papaveraceae* напоминает таковую в трибе пшеницевых, описанную Деви (Devey, 1982, 1984 и др.) и (Love, 1982, 1984, 1986) (цит. по: Н.Н. Цвелёв, 1991).

Литература

Цвелёв Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669–675.

Михеев А.Д. Виды секции *Rhoeadium* рода *Papaver* (*Papaveraceae*) на Северном Кавказе // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 807–812.

ВИДЫ РЯДА *SIBIRICAE* РОДА *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*)

Никифорова О.Д.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Ряд *Sibiricae* M. Pop. (=Greges *Sibiricae*) типовой секции рода *Mertensia* Roth включает 4 внетропических азиатских вида: *M. sibirica* (L.) G. Don fil., *M. jenissejensis* M. Pop., *M. pallasii* (Ledeb.) G. Don fil., *M. popovii* N. Rubtz. (Попов, 1953а, б). Диагностическими признаками ряда являются: отсутствие опушения у растений; чашечка снаружи голая, у основания со склереидами или короткими прижатыми щетинками, эрем с б. м. выраженными боками, переходящими в широкую ножку.

Для выявления степени родственных отношений видов ряда *Sibiricae* изучены макро- и микроморфологические признаки, в том числе морфология пыльцевых зерен (п. з.) и ультраскульптура (УС) перикарпия эремов с помощью сканирующего электронного микроскопа. Исследованы типовые образцы, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE), а также гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NSK, NS) и Южносибирского ботанического сада (АГУ, Барнаул, SSBG).

Ранее мною (Никифорова, 2006, 2007) была изучена фенотипическая структура рода *Mertensia*, которая позволила выявить закономерности изменчивости и корреляции морфологических признаков у нескольких пар близкородственных видов из разных рядов секции *Mertensia*. Показано, что близкие виды имеют сходную морфологию эремов, а морфологическая изменчивость признаков, т. е. проявление у признака качественных, наследственно выраженных, дискретных альтернативных состояний (фенов), затрагивает признаки цветка, чашечки и листьев. С данных позиций были проанализированы морфологические признаки видов ряда *Sibiricae*.

M. sibirica и *M. jenissejensis* – два близкородственных вида. Первый вид был описан К. Линнеем (1753) в составе рода *Pulmonaria* L. по образцам И. Гмелина из Якутии (р. Лена), а *M. jenissejensis* М.Г. Поповым (1953в) с р. Ангара Иркутской области. Свой вид Попов считал очень близкой к *M. sibirica* западной расой, растущей вдоль Енисея.

Анализ морфологических признаков показал, что данные виды обладают сходной морфологической структурой цветка (соотношение длины трубки и отгиба, размер пыльников, длина тычиночной нити, форма сводиков), чашечки (степень рассеченности на доли, их форма, особенности опушения, наличие склереидов у ее основания), эремов (форма, размеры). Ультраскульптура перикарпия эремов образцов с низовий р. Енисей (*M. jenissejensis*), а также из Якутии и Бурятии (*M. sibirica*) показывает сходство: она ячеисто-шиповатая. Исследование морфологии п. з. также не выявило существенных отличий. У образцов из Якутии п. з. более сужены в области экватора, а поверхность экзины гладкая, лишь у полюсов бугорчатая (рис. 2), а с низовий р. Енисей поверхность экзины редко и мелкобугорчатая.

Таким образом, проведенное исследование не обнаружило новых состояний признаков (фенов), а также их комбинативных вариаций, что позволяет заключить, что *M. jenissejensis* не являтся самостоятельным видом, а только экологической разновидностью *M. sibirica*.

M. sibirica распространен в пределах Восточной Сибири (рис. 1). Литературные данные (Крылов, 1937) о наличии его на Алтае не достоверны, так как за *M. sibirica* были приняты растения, относящиеся к *M. pallasii*, морфологические отличия которого будут рассмотрены ниже. Северо-западным пределом распространения вида являются низовья р. Енисей, где он известен в местообитаниях с особым микроклиматом парящих теплых туманов. Юго-восточной границей вида служат лесные сообщества Чикойского хребта, расположенного на границе Читинской области и Бурятии. Несмотря на широкий ареал, *M. sibirica* распространен спорадически, образуя несколько анклавов вдоль побережий рек Енисея, Курейки, Подкаменной Тунгуски, Ангары, а на востоке – Лены, Олекмы и Алдана, в том числе вдоль побережий оз. Байкал и в Восточном Саяне (Тунка). Является реликтовым видом плейстоценового возраста, что показывают разрывы ареала и экология *M. sibirica* и видов близкого ему родства. Они растут в реликтовых таежных лесах вдоль ручьев. Только *M. popovii* поднимается в гольцовый пояс.

M. pallasii и *M. popovii* сходны по субтильному мезофитному облику, жизненной форме (длиннокорневищные травянистые поликарпики), тонким кожистым голым листьям и их форме, а также по форме венчика и чашечки цветка. В региональных «Флорах» многословные описания затушевывают их диагностические признаки, что способствует неправильному их пониманию и определению. Изучение макроморфологических признаков выявило фены, по которым данные виды хорошо различаются (табл.).

M. pallasii	*M. popovii*
Трубка венчика узкая и длинная, в 1,05-2 раза превышает широкий отгиб, сводики крупные полулунные, тычиночные нити широкие, пыльники расположены чуть выше сводиков	Трубка венчика б.м. широкая, ее длина равна или едва превышает колокольчатый отгиб, сводики едва заметные, в виде складки, тычиночные нити тонкие, пыльники расположены значительно выше сводиков
Доли чашечки голые, иногда у основания с мелкими склереидными бугорками	Доли чашечки голые, по краям и у основания опушенные короткими щетинистыми волосками
Цветоножки голые	Цветоножки покрыты короткими щетинистыми волосками

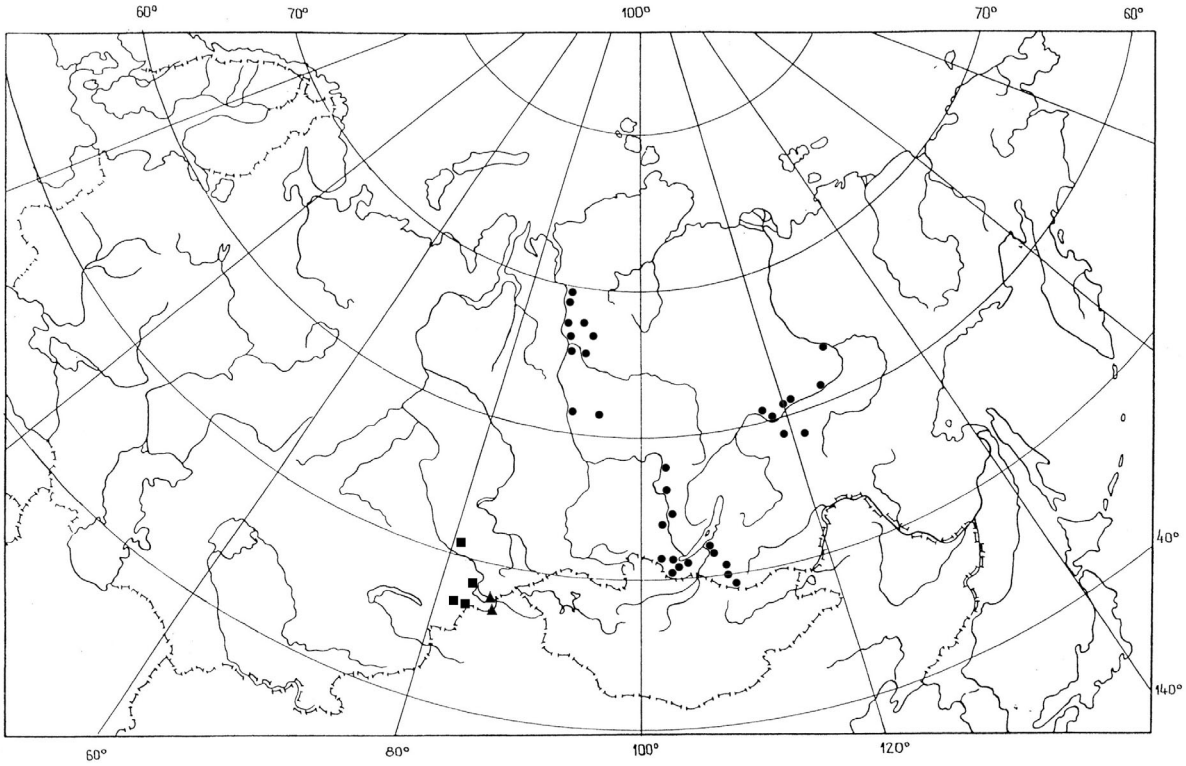


Рис. 1. Ареалы ● *M. sibirica;* ■ *M. pallasii;* ▲ *M. popovii*

У обоих видов эремы 2,5–3,5 мм дл., с коротко оттянутой верхушкой, прямой овальной спинкой без окрыления и низкими боками, переходящими в короткую ножку. Поверхность складчатая, со складками разной длины и ширины. УС шиповатая. При этом на поверхности эрема *M. pallasii* складки более глубокие, а шипики более длинные. Сходство проявляется по морфологии п. з. (рис. 2).

Ареал *M. pallasii* несколько шире. Он найден на горе Синюха Ульбинского хр. (Алтайский край), в Нарымском и Тарбагатайском хребтах (Казахстан), откуда имеются многочисленные сборы. *M. popovii* распространен только на хребте Саур. Авторы обработки семейства *Boraginaceae* для «Flora China» (Zhu Ge-Ling et al., 1995) отождествили *M. meyeriana* Macbr. и *M. popovii*. *M. meyeriana* описал J.F. Macbride (1916) по сборам Ф. Мейера из Монгольского Алтая, на этикетке типового образца указано непонятное местонахождение «Zairansk». По предположению Попова, ошибочное «Zairansk» является «Зайсаном», вблизи которого действительно на хр. Саур произрастает *M. popovii*. К сожалению, отсутствуют сведения по исследованию типового образца вида, хранящегося в гербарии А. Грэя в США, поэтому мы не можем отождествить данные виды и используем название *M. popovii*.

Несомненно, виды ряда *Sibiricae* имеют единое происхождение, но *M. sibirica* занимает более обособленное положение по признакам эремов (крупные, 4–5 мм дл., с высокими боками), чашечки (доли широкотреугольные, а не ланцетные), а главное по УС перикарпия. У *M. sibirica* она ячеисто-шиповатая с редким расположением коротких шипиков, а у *M. pallasii* и *M. popovii* шиповатая с плотно расположенными шипиками.

Попов сделал верное заключение, что виды ряда *Sibiricae* наиболее близки североамериканскому приатлантическому виду *M. virginica* (L.) G. Don fil. Наши исследования подтверждают данное мнение, при этом наибольшим морфологическим сходством обладает *M. pallasii*. У данного вида венчик имеет такую же узкую и длинную трубку и широкий воронковидный отгиб, длинные и узкие тычиночные нити, сводики слабо выражены в виде едва заметных складок. Цветок у *M. virginica* 25–30 мм дл. и является самым крупным в роде *Mertensia*, а у *M. pallasii* 18–20 мм дл. Морфологическое сходство подтверждается и микропризнаками УС перикарпия эремов и морфологии п. з. (рис. 2). Таким образом, мы можем заключить, что структура признаков, характерная для видов ряда *Sibiricae*, была единой для евразиатского и североамериканского континентов и существовала в тот период, когда Америка и Евразия была единым континентом не только со стороны Тихого океана, но и Атлантического, и ареалы видов подтверждают данное предположение. В настоящее время *M. virginica* произрастает в реликтовых лесах приатлантической части Северной Америке. В Европе виды рода *Mertensia* не сохранились, за ис-

ключением циркумполярного вида *M. maritima* (L.) S.F. Gray, так как ее территория была подвержена более глубоким и сильным катаклизмам посттретичного периода, а на территории Азии они сохранились в рефугиумах, к числу которых относятся горы Алтая и Саур-Тарбагатая.

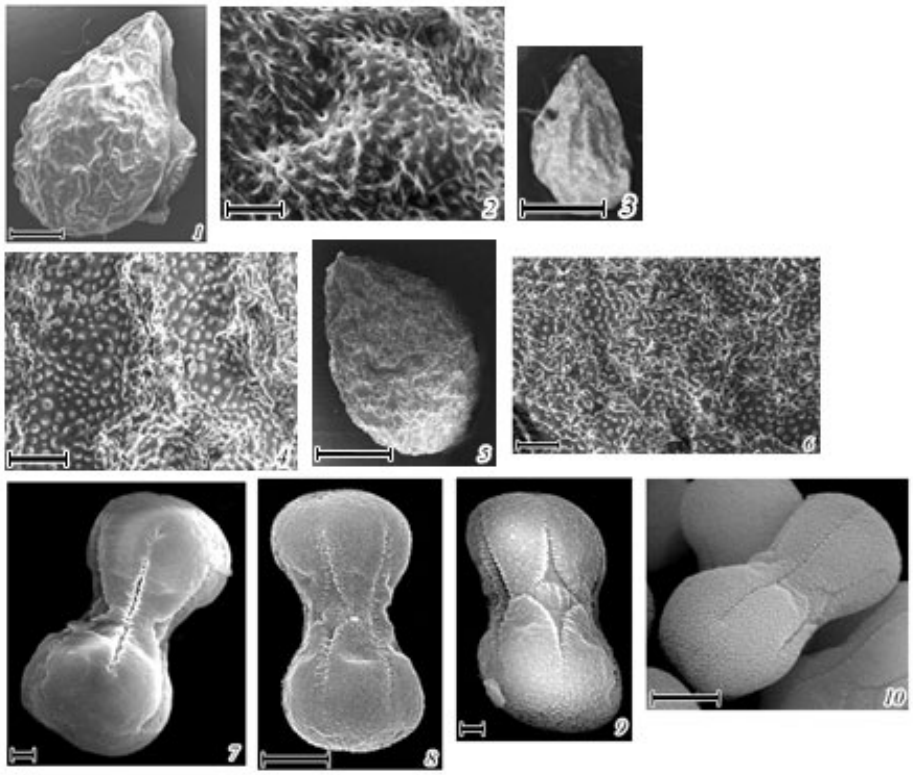


Рис. 2. Форма эремов (1, 3. 5), ультраскульптура перикарпия (2, 4, 6) и форма пыльцевых зерен (7–10).
1, 2, 7 – *M. sibirica*; 3, 4, 9 – *M. popovii*; 8 – *M. pallasii*; 5, 6, 10 – *M. virginica*. Масштабная линейка 1, 3, 5 – 1 мм; 2, 4, 6 – 100 мкм; 7, 9 – 1мкм; 8, 10 – 3 мкм

Виды ряда *Sibiricae* сформировались под влиянием атлантического, а не пацифического влияния. Доказательством тому служит его восточная граница, которая определяется ареалом *M. sibirica*: проходит в Средней Якутии по долинам рек Олекма и Алдан. Именно эта часть Азиатского материка является границей многих евразийских видов.

Литература

Крылов П.Н. Семейство *Boraginaceae* // Флора Западной Сибири. Томск, 1937. Т. 9. С. 2228–2288.

Никифорова О.Д. Фенотипическая структура рода *Mertensia* (*Boraginaceae*) // Роль бот. садов в сохр. биоразнообразия раст. мира в Азиатской России // Мат. Всероссийской конф., посвященной 60-летию Центр. сиб. бот. сада. Новосибирск, 2006. С. 207–210.

Никифорова О.Д. Особенности изменчивости морфологической структуры у близкородственных видов рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae* Juss.) // Пробл. ботаники Южной Сибири и Монголии: Мат. V Междунар. научно-практич. конф. Барнаул, 2006. С. 169–172.

Попов М.Г. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов // Ботан. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1953а. Т. 15. С. 248–266.

Попов М.Г. Род *Mertensia* Roth // Флора СССР. М.; Л., 1953б. Т. 19. С. 238–258.

Попов М.Г. M. jenissejensis M. Pop. // Список Гербария растений Флоры СССР. № 3566. М.; Л., 1953в. Т. 12. С. 40–41.

Zhu Ge-Ling, Riedl H., Kamelin R. Boraginaceae // Flora of China: *Gentianaceae* through *Boraginaceae*. Beijng. 1995. Vol. 16. P. 329–427.

Macbride J.F. Notes on certain *Boraginaceae* // Contr. Gray Herb. 1916. Vol. 48. P. 1– 48.

ФЛОРА ЯНО-ИНДИГИРСКОГО РАЙОНА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ)

Николин Е.Г.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Согласно геоботаническому районированию (Андреев и др., 1987), рассматриваемая территория, ограниченая горными поднятиями южного и западного макросклонов Верхоянского хребта в правобережье рек Лена и Алдан – с одной стороны, границей Хабаровского края и Магаданской области – на юго-востоке, бассейном рек Колыма и Алазея на северо-востоке, границей лесной растительности –с севера, входит в подзоны Притундровых и Северотаежных лесов Северо-Восточных подпровинций. По флористическому районированию данная область, начиная от М.Н. Караваева (1958) вошла в ботаническую литературу, как Яно-Индигирский флористический район. Согласно «Флоре Сибири» (1987–1997), данный район наименован Янским и относится к Сибирской северо-восточной горно-гипарктической провинции Арктическо-Берингийской области (Конспект..., 2005), в которую входят также Оленекский и Колымский флористические районы.

Большой вклад в изучении флоры региона внесли В.Л. Комаров (1926), В.А. Шелудякова (1938, 1948 а,б), М.И. Яровой (1939), В.Б. Куваев (1956, 1960), Н.Н. Прахов (1957), С.А. Пивник (1958), Л.К. Поздняков (1961), Б.А. Юрцев (1961, 1968), С.З. Скрябин (1968), Т.Ф. Галактионова (Галактионова, Перфильева, 1971), В.Н. Андреев и др. (Тебеневочные пастбища..., 1974), В.И. Перфильева (1977) и Л.А. Добрецова (Перфильева, Добрецова, 1975) и др. В последние годы эти работы были дополнены нашими исследованиями (Николин, 1987, 1991, 1992, 2005; Николин, Петровский, 1988 и др.). Списки В.Л. Комарова (1926) и М.Н. Караваева (1958) послужили основой для издания «Определителя высших растений Якутии» (1974), в котором была проведена очередная ревизия флоры, в том числе и Яно-Индигирского района. Изданные в последствии обобщающие региональные труды – «Арктическая флора СССР» (1960–1987), «Флора Сибири» (1987–2003) и «Сосудистые растения...» (Секретарева, 2004), существенно изменили объемы и распространение отдельных таксонов. На основании этих работ была издана региональная монография (Разнообразие.., 2005) с пересмотренным списком растений Якутии.

По современным представлениям, с учетом некоторых наших уточнений, флора Яно-Индигирского района насчитывает 987 таксонов видового и подвидового ранга, которые распределены по 305 родам и 79 семействам. Наиболее крупные семейства – *Asteraceae* (101 вид), *Poaceae* (100 в.), *Cyperaceae* (95 в.), *Caryophyllaceae* (59 в.), *Brassicaceae* (60 в.), *Rosaceae* (52 в.), *Ranunculaceae* (49 в.), *Salicaceae* (46 в.), *Fabaceae* (43 в.), *Scrophulariaceae* (32 в.), *Polygonaceae* (30 в.) и *Saxifragaceae* (29 в.). Эти семейства насчитывают в своем составе 698 видов (70% флоры). Кроме того, по 10 и более видов насчитывается в 8 семействах. Одновидовых семейств 16. Наиболее крупные роды – *Carex* (76 в.), *Salix* (43 в.), *Potentilla* (26 в.), *Saxifraga* (26 в.), *Artemisia* (22 в.), *Poa* (19 в.), *Oxytropis* (18 в.), *Pedicularis* (17 в.), *Draba* (16 в.), *Stellaria* (16 в.), *Rumex* (15 в.), *Taraxacum* (15 в.), *Astragalus* (14 в.) и *Juncus* (13 в.). В состав этих родов входит 338 таксонов (34 % флоры). Одновидовых родов 149.

Хорологический анализ флоры, проведенный в соответствии с Н.А. Секретаревой (2004), выявил следующие особенности. По долготному составу элементов флоры преобладают виды с азиатским и преимущественно азиатским ареалом – 390 в. (39,5%). Это ядро флоры обуславливает ее значительную самобытность. Причем в данной группе существенную роль играют узко распространенные виды с восточносибирским ареалом – 107 в. (10,8%). Растений, связанных преимущественно с западными районами Сибири и Азии в 2 раза больше 188 видов – 19%), чем с Дальним Востоком (95 в., 9,6%). Большую роль (245 в., 25,8%) играют виды с циркумареалами, что обусловлено северным положением рассматриваемой территории. Также большое значение имеет группа видов евразийских – 184 в. (18,7%). Всего же растений, создающих ботаническую специфику континента Евразии, включая выше упомянутую группу азиатских видов – 574 таксона (58,2%). Кроме циркумполярных, с соседствующим Американским континентом связаны 168 в. (17,0%). В том числе видов, которых можно отнести к числу Берингийской флоры – 75 (7,6%).

Широтные группы ареалов представлены четырьмя фракциями. Из них наиболее многочисленная – бореальная – 530 в. (53,7%), что обусловлено положением территории в пределах таежной зоны. Однако близкое влияние высоких широт проявляется в значительном участии видов арктической – 210 (21,3%) и гипоарктической – 186 (18,8%) фракций. Гористость территории, обусловившая развитие здесь тундровых сообществ, способствовала и проникновению видов, свойственных высоким широтам. Наряду с этим четко просматривается территориальная связь с другими высокогорьями. Таких видов, связанных ареалом с горными системами (включая метаарктические, арктоальпийские, гипоаркто-монтанные, арктобореально-монтанные, бореально-монтанные и бореально-степные монтанные), насчитывается 369 (37,4%). Относительно небольшое долевое участие (61 в., 6,2%) имеют виды плюризональные.

В соответствии с выделением гидроморф, проведенным П.А. Гоголевой (2003) и А.Ю. Королюк, Е.И. Троевой, М.М. Черосовым и др. (2005) – для флоры Центральной Якутии, а так же Н.А. Секретаревой (2004) – для Российской Арктики, с учетом некоторых наших уточнений, флора Яно-Индигирского района по отношению к фактору увлажнения, представлена в следующем соотношении: Ключевую роль играют мезофиты – 573 вида (58,1%), что в принципе соответствует и степени распространения ландшафтов средней влажности. Вторую по численности группу составляют гигро- и гидрофиты (суммарно 228 в. или 23,1%) – это растения озер и многочисленных форм заболачивания, вызванных термокарстовыми процессами. Группа ксерофитов – 150 в. (15,2%), своим присутствием в основном связана с распространенными в долинах рек реликтовыми степными сообществами. Относительно небольшая группа эвритопов – 36 в. (3,7%) представляет собой наиболее активный элемент флоры, способный к освоению пространств любого уровня увлажнения.

Анализ структуры жизненных форм, представленных согласно Т.Г. Полозовой (1978, 1981, 1986) и Н.А. Секретаревой (2004), показал явное преобладание травянистых растений над одревесневающими (844 в., 85,5%, против 144 в., 14,6%). Хотя древесные растения играют очень важную средообразующую роль, их ботаническое разнообразие здесь весьма скудно. Насчитывается лишь 10 видов деревьев, 16 в. древовидных кустарников, 48 в. типичных кустарников, 40 в. кустарничков и 30 в. полукустарничков.

Прямостоячие кустарники и кустарнички обычно сохраняются за счет более высоких растений играющих роль эдификаторов. Другие элементы арборифлоры выживают под защитой снежного покрова, смягчающего суровые зимние температуры.

Среди травянистых растений однолетники и двулетники имеют менее 10 % долевого участия (82 в.). Обычно это либо адвентивная флора, либо растения степных сообществ. Наиболее многочисленными являются корневищные травы (331 в., 33,6%), что обусловлено приспособлением к выживанию в холодных условиях путем сохранения ростовых почек в почве и растительной дернине. Аналогично проявляют себя и стержнекорневые травы (202 в., 20,5%). Подушковидные формы приспособлены к наиболее возвышенным выпуклым элементам рельефа с малым снегонакоплением. В сравнении с Арктической областью их доля относительно небольшая (14 в., 1,4%). Заметное участие имеют дерновинные растения (123 в., 12,5%). В большей степени это растения лугов и степей, широко распространенные на крутых южных склонах речных долин. Наиболее часто эту группу представляют виды *Festuca, Poa, Helictotrichon, Carex, Kobresia* и др. Отдельную категорию дерновинных трав составляют кочкообразующие растения. Последние при небольшом таксономическом разнообразии (6 видов), реально занимают обширные пространства заболоченной местности. Эта очень успешная и экологически устойчивая группа представлена двумя родами – *Carex* и *Eriophorum*. Кистекорневые растения (30 в., 3,0%) не играют большой роли в сложении сообществ. Морфологически обособленная водная флора по количеству таксонов довольно скудна (20 в., 2%).

Возросшее в прошлом веке транспортное движение и высокая миграция населения привели к общему увеличению числа синантропных видов, распространению их близ населенных пунктов, повышению их долевого участия в составе флоры. Хотя в целом в этом отношении флору рассматриваемого района можно считать достаточно консервативной. Синантропы осваивают лишь нарушенные территории, внедрение их в естественные сообщества обычно не сопровождается успехом. В составе флоры естественные (природные) элементы абсолютно доминируют – 889 в. (90,1%), в том числе облигатных естественных видов (не выдерживающих влияния человека) – 491 (49,8%), факультативных естественных (выдерживающих небольшую антропогенную нагрузку) – 398 (40,3%). Антропогенные элементы насчитывают лишь около 10% от общего разнообразия. В том числе облигатных синантропов насчитывается 42 в. (4,2%), факультативных синантропов – 56 в. (5,7%).

На территории Яно-Индигирского флористического района распространенно 82 вида высших растений, занесенных в Красную Книгу Якутии (2000), что составляет 8,3% всей флоры. Кроме того, встречаются 8 видов, которые были включены в первое издание Красной книги ЯАССР (1987). С учетом этого дополнения, к категории Уязвимых здесь относятся 10 видов, Редких эндемичных растений Якутии – 5 в., Редких эндемиков северо-востока России – 23 в., Редких во всей области их распространения – 32 в., Редких только на территории Якутии – 18 в., к числу Неопределенных, нуждающихся в проверке относится 2 вида.

В целом флора Яно-Индигирского района в сравнении с другими, сопоставимыми по площади территориями Сибири выглядит существенно обедненной. Для сравнения, во флоре Алтая насчитывается 2025 видов, 657 родов, 136 семейств (Определитель растений Алтайского края, 2003), во флоре Тывы – 2066 видов, 539 родов, 123 семейства (Определитель растений республики Тывы, 2007). Такое снижение ботанического разнообразия закономерно связано с особенностями физико-географического положения, суровостью климатических условий, влиянием Арктики.

Литература

Арктическая флора СССР / Под ред. А.И. Толмачева. Вып. 1–10. М.; Л, 1960–1987.

Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И. Луга долины р. Сартанг, их использование и улучшение // Охрана природы Якутии. Иркутск, 1971. С. 52–57.

Гоголева П.А. Конспект флоры высших сосудистых растений Центральной Якутии. Якутск, 2003. 64 с.

Караваев М.Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л., 1958. 192 с.

Комаров В.Л. Введение в изучение растительности Якутии // Труды комиссии по изучению Якутской АССР. Т. 9. Л., 1926. С. 295–513.

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения / Под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2005. 361 с.

Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск, 1987. 248 с.

Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Якутск, 2000. 255с.

Кунаев В.Б. Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Вып. 2. М., 1956. С. 133–186.

Куваев В.Б. Закономерности распределения растительного покрова Западного Верхоянья. // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. С. 72–84.

Николин Е.Г. Флора Сюрээн–Кюельского горного узла (Центральное Верхоянье) // Изучение, охрана и рациональное использование растительных ресурсов. Уфа, 1987. С. 37.

Николин Е.Г. Флора и растительный покров Центрального Верхоянья: Автореф, дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 14 с.

Николин Е.Г. Общие черты структурной организации растительности Центрального Верхоянья // X Всесоюзное совещание по изучению флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1992. С. 106.

Николин Е.Г. Конспект флоры ресурсного резервата Орулган-Сис // Флора и растительность криолитозоны. 4.2. Растительность криолитозоны. Якутск, 2005. С. 78–94.

Николин Е.Г., Петровский В.В. Saxifraga lyallii /*Saxifragaceae*/ – новый вид для флоры СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 1026–1027.

Определитель высших растений Якутии / Под ред. А.И. Толмачева. Новосибирск, 1974. 544 с.

Определитель растений Алтайского края / Под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск, 2003. 634 с.

Определитель растений Республики Тывы / Под ред. Д.Н. Шауло. Новосибирск, 2007. 705 с.

Перфильева В.И. Основные черты растительности горной части бассейна реки Яны // Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск, 1977. С. 85–94.

Перфильева В.И., Добрецова Л.А. Краткий очерк растительности восточного склона Орулганского хребта // Ботанические материалы по Якутии. Якутск, 1975. С. 21–37.

Пивник С.А. Растительность приленских отрогов Верхоянского хребта в районе устья Вилюя // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 3. М.; Л., 1958. С. 128–153.

Поздняков Л.К. Леса верхнего течения р. Яны // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Вып. 7. М., 1961. С. 162–242.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 114–143.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 265–281.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 122–134.

Прахов Н.Н. Основные элементы растительности Верхоянского хребта // Труды Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. Вып. 3. М., 1957. С. 39–67.

Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск, 2005. 326 с.

Секретарева Н.А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.

Скрябин С.З. Степная растительность в среднем течении р. Индигирки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 1968.23с.

Тебеневочные пастбища Северо-Востока Якутии / Под ред. В.Н. Андреева. Якутск, 1974. 246 с.

Флора Сибири. Т. 1–14. Новосибирск, 1987–2003.

Шелудякова В.А. Растительность бассейна р. Индигирки // Сов. ботаника 1938. № 4, 5. С. 43–79.

Шелудякова В.А. Растительность Верхоянского района ЯАССР. Якутск, 1948 а. 68 с.

Шелудякова В.А. Растительность северо-востока Якутии // Докл. на первой научной сессии Якутской базы АН СССР. Якутск, 1948 б. С. 164–176.

Юрцев Б.А. К характеристике подзоны северо-таежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны // Материалы по растительности Якутии. Л., 1961. С. 222–252.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Яровой М.И. Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Сов. ботаника. 1939. № 1. С. 21–40.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ ТРИБЫ *ERITRICHIEAE* (*BORAGINACEAE*) ЕВРАЗИИ

Овчинникова С.В.

Новисибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Изученные гербарные материалы и сведения, содержащиеся в литературных источниках (Abrams, 1967; Cronquist, 1984; Zhu et al., 1995 и др.), позволяют говорить о том, что триба *Eritrichieae* занимает как в целом (табл.), так и на территории Евразии довольно широкий внетропический ареал (Овчинникова, 2007). Большая часть евразиатских видов (172) распространена в Азии, только один вид *Eritrichium nanum* – европейский, 14 видов заходят в Европу краем ареала. Тип ареала выделяли по расположению в пределах флористических регионов по районированию А.Л. Тахтаджяна (1978). Ареалы видов трибы на территории Евразии разделены на 18 типов, объединенных в 4 хорологические группы:

Голарктическая – 1. Голарктический – *Lappula squarrosa*; 2. Евразиатский – ряд *Eritrichium* рода *Eritrichium*; *Lappula heteracantha*, *L. consanguinea, Hackelia deflexa*; 3. Североазиатско-североамериканский – *Lappula redowskii*; 4. Чукотско-североамериканский – ряды *Aretioides*, *Columnaria* рода *Eritrichium*; 5. Камчатско-североамериканский – *Allocarya orientalis*; 18 видов.

Североазиатская – 6. Североазиатский – ряд *Sericea* рода *Eritrichium*; *Hackelia thymifolia*; ряд *Anisacanthae* рода *Lappula*; род *Anoplocaryum*; 7. Алтае-Саянский – ряд *Rupestria* рода *Eritrichium*; *E. pectinatum*; ряды *Lappula*, *Strictae* рода *Lappula*; 8. Сибирско-Охотско-Камчатский – ряд *Altimontana* рода *Eritrichium*, *E. jacuticum*; 37 видов.

Восточноазиатская – 9. Маньчжурский – ряд *Pectinata* рода *Eritrichium*; 10. Сахалино-Хоккайдский – ряд *Coerulea* рода *Eritrichium*; 11. Сикано-Юньнаньский – *Eritrichium kandingense*, *E. deqinense*; секция *Macrophylla* рода *Hackelia*; род *Microula*; 40 видов.

Ирано-Туранская – 12. Ирано-Туранский – *Eritrichium canum*; в роде *Lappula*: *L. patula*, *L. sessiliflora*, секции *Sclerocaryum*, *Sinaicae*; ряды *Semiglabrae*, *Microcarpae*; секция *Lophopterae* рода *Lepechiniella*; 13. Переднеазиатский – *Eritrichium pamiricum*, секция *Lepechiniella* рода *Lepechiniella*; 14. Памиро-Алайский – ряд *Pamiralaica* рода *Eritrichium*; *Hackelia popovii*; ряд *Popovianae* рода *Lappula*; 15. Туранский – секция *Lipschitzia* рода *Lappula*; 16. Центральноазиатский – род *Amblynotus*; в роде *Lappula*: секция *Omphalolappula*; ряды *Strictae*, *Macranthae*, *Lipskyanae*; 17. Джунгаро-Тяньшанский – ряд *Albiflora* рода *Eritrichium*; роды *Tianschaniella*, *Stephanocaryum*; секция *Rupestres* и ряд *Tianschanicae* рода *Lappula*; секция *Kazachstanicae* рода *Lepechiniella*; 18. Тибетский – ряд *Himalaica*; секции *Tibetana* и *Discoloria* рода *Eritrichium*; роды *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*; *Microula tibetica*; *Lappula himalayensis*; 115 видов.

По экологической приуроченности все виды трибы можно разделить на 10 групп. Для каждой указаны преобладающие эколого-морфологические жизненные формы и жизненные формы по классификации Раункиера, а также экологические группы по отношению к влажности и температуре субстрата.

1. Виды влажных или умеренно увлажненных моховых и щебнистых тундр, альпийских лужаек, разнотравных, осоковых, заболоченных лугов в высокогорьях (ряд *Eritrichium* рода *Eritrichium*). – Рыхлодерновинные травянистые поликарпики. Гемикриптофиты. Криомезофиты. 6 видов.

2. Виды сухих щебнистых тундр и скал альпийского пояса гор (часто с примесью карбонатов) (ряды *Aretioidea* и *Columnaria* секции *Eritrichium*; ряды *Altimontana* и *Coerulea* секции *Coloboma* рода *Eritrichium*; секция *Lepechiniella* рода *Lepechiniella*). – Подушковидные травянистые поликарпики. Хамефиты. Криоксерофиты. 13 видов.

3. Виды скалистых обнажений, степных каменистых и известняковых склонов, опустыненных горных степей на высотах до 2500 м (ряды *Rupestria*, *Pectinata* и *Sericea* секции *Coloboma* рода *Eritrichium*; секция *Rupestres*, ряд *Tianschanicae* рода *Lappula*; секция *Kazachstanicae* рода *Lepechiniella*, *Hackelia thymifolia*). – Рыхлоподушковидные каудексообразующие полукустарнички, травянистые поликарпики и олигокарпики, эфемеры. Хамефиты, гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 35 видов.

4. Виды сухих скалистых и щебнистых склонов и расщелин в полосе высокогорных пустынь и нагорно-ксерофитных степей (ряд *Pamiralaica* секции *Himalaica*, секция *Discoloria* рода *Eritrichium*; секция *Lophopterae* рода *Lepechiniella*). – Плотнодерновинные травянистые поликарпики. Гемикриптофиты. Криоксерофиты. 25 видов.

5. Виды альпийских лугов, расщелин скал, зарослей кустарников, глубоких ущелий и ледниковых долин в полосе высокогорных пустынь (ряд *Albiflora* секции *Pseudohackelia*, ряд *Himalaica*, секция *Tibetana* рода *Eritrichium*; роды *Tianschaniella*, *Stephanocaryum*, *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*, *Microula*, *Hackelia popovii*). – Многоглавые стержнекорневые многолетники, имеющие каудекс, подушковидные поликарпики, двулетние монокарпики, редко эфемеры. Хамефиты, гемикриптофиты, терофиты. Криомезофиты. 56 видов.

6. Виды луговых степей, остепненных лугов, сухих щебнистых и каменистых склонов, осыпей и галечников рек в низкогорьях, поясах горной степи и полупустыни (род *Amblynotus*; ряды *Lappula*, *Redowskianae* секции *Lappula*, *L. patula*, *L. sessiliflora*, секция *Sinaicae*, ряд *Microcarpae* рода *Lappula*). – Розеткообразующие травянистые поликарпики и двулетние монокарпики, эфемеры. Гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 21 вид.

Система трибы *Eritrichieae* и области распространения родов

Подтрибы и роды (число видов)	Области распространения
1. Subtr. ***Eritrichiinae***[1] Riedl	Бореальное подцар-во, Древнее Средиземье
Eritrichium Schrad. (70)	Евразия, Северная Америка
Amblynotus I.M. Johnst. (1)	Северная Азия
Tianschaniella B. Fedtsch. (1)	Центральная Азия
Hackelia Opiz (8)	Евразия, Северная и Южная Америка
Microcaryum I.M. Johnst.	Юго-Восточная Азия
Chionocharis I.M. Johnst. (1)	Юго-Восточная Азия
Metaeritrichium W.T. Wang (1)	Юго-Восточная Азия
Stephanocaryum M. Pop. (2)	Центральная Азия
Microula Benth. (1+28)	Монголия, Юго-Восточная Азия
2. Subtr. ***Echinospermiinae*** Ovczinnikova	Бореальное подцар-во, Древнее Средиземье, Сонорское подцар-во
Lappula Moench (65)	Евразия, Северная Америка, Африка, Австралия
Lepechiniella M. Pop. (16)	Западная и Центральная Азия
3. Subtr. *Cryptanthinae* Brand	Сонорское подцар-во, Андийская область Неотропика
Cryptantha Lehm.	Северная и Южная Америка
Oreocarya Greene	Северная Америка
Eremocarya Greene	Северная Америка, Мексика
Greeneocharis Guerke et Harms	Северная Америка
4. Subtr. ***Allocaryinae*** Grigorjev ex Ovczinnikova	Бореальное и Сонорское подцар-ва, Андийская область Неотропика, Австралийское царство
Allocarya Greene (1)	Северная Америка, Камчатка
Plagiobotrys Fisch. et C.A. Mey.	Северная Америка, Чили
Echidiocarya A. Gray	Северная Америка, Мексика, Чили
Maccoya F. Muell.	Австралия
5. Subtr. ***Anoplocaryinae*** Ovczinnikova	Бореальное подцар-во
Anoplocaryum Ledeb. (4)	Северная Азия
6. Subtr. *Amsinckiinae* Brand	Бореальное и Сонорское подцар-ва, Андийская область Неотропика
Amsinckia Lehm. (6)	Америка, занесен в Евразию, Африку и Австралию

7. Виды, встречающиеся на гипсоносных выходах, останцах в пустыне, пестроцветных глинах и гамадах (секции *Omphalolappula*, *Sclerocaryum*, ряд *Popovianae* секции *Microcarpae* рода *Lappula*). – Розеткообразующие травянистые поликарпики и двулетние монокарпики, эфемеры. Гемикриптофиты, терофиты. Ксерофиты. 11 видов.

8. Виды такыров и каменистых пустынь с саксаулом (секция *Lipschitzia* рода *Lappula*). – Эфемеры. Терофиты. Ксерофиты. 2 вида.

9. Виды сыпучих и закрепленных песков и супесей в зоне степей и пустынь (ряды *Anisacanthae*, *Strictae* секции *Lappula*, секция *Macranthae* рода *Lappula*). – Эфемеры. Терофиты. Ксерофиты. 21 вид.

10. Виды каменистых склонов, скалистых обнажений и их трещин, зарослей кустарников, негустых хвойных и лиственных лесов, лугов и песчаных берегов рек (роды *Hackelia* и *Anoplocaryum*, *Allocarya orientalis*). – Двулетние монокарпики, длиннокорневищные дерновые многолетники, столонообразующие и ползучие травянистые многолетники и малолетники. Гемикриптофиты. Мезофиты, реже ксеромезофиты. 11 видов.

Анализ показывает, что преобладают травянистые поликарпики – 100 видов, и двулетние монокарпики и эфемеры – 62 вида. По классификации Раункиера 126 видов отнесены к гемикриптофитам, 46 к терофитам и 29 к хамефитам. На территории Евразии в трибе преобладает ксерофитная и криоксерофитная линия эволюции – 108 видов, при значительном участии мезофитной и криомезофитной – 73 вида. В Северной Америке большая часть видов трибы распространена на территории Мадреанской флористической области и относится к эфемерам и ксерофитам.

Решение вопроса о времени и месте происхождения предковых форм трибы вполне возможно связывать с подъемом гор в период альпийского орогенеза в неогене, сыгравшего решающую роль в формировании молодых складчатых гор Центральной и Юго-Восточной Азии и Тихоокеанского побережья (Синицын, 1965). Это предположение хорошо согласуется с распространением относительно примитивных видов в горах Тянь-Шаня

[1] Жирным шрифтом в таблице выделены евразиатские таксоны.

и Памиро-Алая (роды *Stephanocaryum*, *Tianschaniella*, секция *Pseudohackelia* рода *Eritrichium*), Тибета и Гималаев (роды *Microcaryum*, *Chionocharis*, *Metaeritrichium*, *Microula*, секция *Himalaica* рода *Eritrichium*), Северо-Восточной Азии и Скалистых горах Северной Америки (род *Hackelia*, секция *Eritrichium* рода *Eritrichium*), а также с обилием современных видов в этих горных системах. Современный ареал 4 секций подрода *Pseudohackelia* рода *Eritrichium*, приуроченный к высокогорному поясу (2500–5900 м) почти субтропической зоны, позволяет предположить, что в неогене, когда на севере Азии климат, как считают исследователи (Криштофович, 1958; Попов, 1970; Ахметьев, 1987; Пешкова, 2001) был почти субтропическим, архаичные формы незабудочников были там широко представлены в высокогорьях. По мере ухудшения климата часть теплолюбивых видов смещалась к югу или вымирала, а часть сохранилась в малоизмененном виде до настоящего времени в высокогорьях Гималаев и Средней Азии. По мере похолодания на рубеже плиоцена-плейстоцена в суровых условиях высокогорий, а также в тундровой зоне начинают формироваться более холодостойкие формы в секциях *Eritrichium* и *Coloboma* рода *Eritrichium*. С наступлением ледниковых эпох плейстоцена они становятся преобладающими в горных местообитаниях и на равнинах в составе растительности перигляциальных комплексов (ряд *Sericea* секции *Coloboma*). Другая группа первичных незабудочников пошла по пути ксероморфогенеза и стала осваивать скалистые и другие каменистые местообитания, которые даже во влажном климате обычно отличаются значительной сухостью субстрата. Со временем эта линия развития дала начало современным лесостепным и горно-степным видам секции *Coloboma*.

Роды *Anoplocaryum* и *Hackelia*, как более мезофитные роды, в периоды наступления ксерофитной растительности сохранялись лишь в местах с резко выраженным рельефом, создающим условия лучшего влагообеспечения. Слабая конкуренция со стороны других видов в расщелинах скал, высокая семенная продуктивность видов, а также формирование жизненной формы длиннокорневищного многолетника, могли способствовать сохранению родов в условиях Древнего Средиземья. Анализ ареалов, морфологических и экологических особенностей представителей трибы (Овчинникова, 1997, 2002, 2003, 2005) подтверждает предположение М.Г. Попова (1983) о том, что активные гибридизационные процессы происходили на значительном пространстве в Азии, а одним из наиболее вероятных предков был мезофитный род *Trigonotis*.

Происхождение большинства секций родов *Lappula* и *Lepechiniella*, по-видимому, также нужно связывать с территорией Древней Ангариды. Виды этой группы широко распространены по ее южной оконечности и занимают большую часть территории Древнего Средиземья, Бореального и Сонорского подцарств. Представители секций *Sclerocaryum*, *Sinaicae* и *Lipschitzia* рода *Lappula*, а также виды рода *Rochelia*, имеющие типичное древнесредиземноморское распространение, возникли в результате гибридизации между потомками палеогеновой ксерофитной флоры южного полушария и мезофитной аркто-третичной флоры Древней Ангариды на территории, которая образовалась после осушения древнего моря Тетис в результате альпийского орогенеза (Ильин, 1958; Курков, 1967; Грубов, 1972).

Литература

Ахметьев М.А. Кайнозойские флоры // Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М., 1987. С. 354–379.

Грубов В.И. Взаимоотношение флор Центральной и Восточной Азии // Комаровские чтения XXIV. Сто лет со дня рождения В.Л. Комарова 1869–1969. Л., 1972. С. 86–93.

Ильин М.М. Флора пустынь Средней Азии, ее происхождение и этапы развития // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 128–229.

Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 7–41.

Курков А.А. Вопросы становления зоны пустынь умеренного пояса Северного полушария в кайнозое // Известия Всесоюз. географ. об-ва. 1967. Т. 99. Вып. 2. С. 139–141.

Овчинникова С.В. Определитель родов, роды *Lappula* Moench – *Cynoglossum* L. // Флора Сибири: *Pyrolaceae – Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 99–102, 131–156, 225–226, 256–263.

Овчинникова С.В. Анализ ареалов и пути эволюции видов рода *Eritrichium* Schrad. (*Boraginaceae*) // Материалы 1 международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 119–125.

Овчинникова С.В. Род *Eritrichium* (*Boraginaceae* Juss.) в Якутии // Флора и растительность криолитозоны. Якутск, 2003. Ч. 1. С. 111–124.

Овчинникова С.В. Заметки о некоторых видах из секции *Lappula* рода *Lappula* (*Boraginaceae*) // Turczaninowia. 2005. Т. 8. Вып. 2. С. 5–19.

Овчинникова С.В. Система трибы *Eritrichieae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 751–759.

Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Попов М.Г. Осоки Сахалина и Курильских островов. М., 1970. 138 с.

Попов М.Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства Бурачниковых (*Boraginaceae* s.s.) на основе теоретических построений // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Ч. 2. С. 361–447.

Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Ч. 1.: Палеоген и неоген. Л., 1965. 167 с.

Тахтаджан А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Abrams L. Boraginaceae // Illustrated flora of the Pacific states (Washington, Oregon and California). Stanford, California, 1967. Vol. 3. P. 532–609.

Cronquist A. Boraginaceae // Intermountain flora: vascular plants of the Intermountain West, U.S.A. New York, 1984. Vol. 4. P. 207–293.

Zhu Ge–ling, Riedl H., Kamelin R. Boraginaceae // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 329–427.

К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ РОССИЙСКИХ ВИДОВ СОСНОВЫХ (*PINACEAE* LINDL.)

Орлова Л.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Несмотря на многочисленные работы различных авторов, посвященных систематике российских видов сосновых до сих пор остается немало нерешенных вопросов. К сожалению, это касается не только систематического положения так называемых спорных видов, но и валидных названий различных таксонов. В ходе выполнения проекта РФФИ «Морфолого-анатомическое исследование дикорастущих и интродуцированных представителей сосновых (*Pinaceae*) России» (2004–2006 гг.) нами проведена ревизия гербарных материалов *Pinaceae* во многих крупнейших Гербариях России (LE, LECB, KFTA, MW, MHA, NW, NSK, TK), Кировска, ближайшего Зарубежья – Украины (KW, YALT, SIMF); Абхазии (Гербарий Института ботаники АН Абхазии), и некоторых зарубежных (C, H, BP, PR, PRC, W, Z), во время поездок собраны многочисленные гербарные и фиксированные материалы. Наша работа базировалась на первоочередном изучении типовых материалов и, в дальнейшем, возможно большего числа других гербарных и живых материалов сосновых из фондов различных гербариев, из природы и Ботанических садов. Важной составной частью был поиск достаточно устойчивых диагностических признаков вегетативных органов и репродуктивных органов, и успешное использование их в ключах для определения, а также для решения различных спорных вопросов систематики.

Установлено, что в LE хранятся типовые образцы 132 таксонов сосновых (Орлова, Новоселова, 2004; Christensen, Orlova, 2006; Орлова, Бялт, 2008, in print). Важными диагностическими признаками представителей сосновых могут служить морфологические особенности строения хвоинок (форма их поперечного сечения, размеры, форма верхушки, количество хвоинок на брахибласте, строение чешуевидных листьев брахибластов (для представителей рода *Pinus*), наличие зубчиков по краям хвоинок), строение верхушечных почек (размеры, форма, окраска и др.) и их чешуй, морфологические признаки молодых побегов (толщина, степень опушенности, окраска и др.), некоторые признаки репродуктивных органов – микростробилов и микроспорофиллов (их размеры, форма, особенности структуры микроспорангиев и надсвязника), а также зрелых шишек (их размеры, особенности морфологии чешуй, положение пупка на апофизе (у видов *Pinus*), размеры семян, наличие или отсутствие у них крыла и др.). Согласно особенностям строения их микроспорофиллов все рода семейства сосновых (*Pinaceae*) подразделяются на 3 отличные группы: 1) С продольным раскрыванием микроспорангиев и уплощенным пластинчатым надсвязником (*Pinus*, *Cedrus*, *Pseudotsuga*, *Picea*); 2) С поперечным раскрыванием микроспорангиев и сильно утолщенным клювовидным надсвязником (*Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudolarix*); 3) С продольным раскрыванием микроспорангиев и сильно утолщенным клювовидным надсвязником (*Larix*) (Orlova, 2005).

Особое внимание в нашем исследовании было уделено некоторым критическим таксонам сосновых российской флоры.

При сравнительном исследовании эндемика Камчатки пихты грациозной (*Abies gracilis* Kom.) и близких ему видов (*A. sibirica*, *A. semenovii*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *A. mayriana*, *A. veitchii*) установлено (Орлова, 2003), что по морфологическому строению вегетативных органов, а также некоторым особенностям морфологии зрелых репродуктивных органов *A. gracilis* вполне можно рассматривать в ранге вида, близкого к *A. nephrolepis*, вместе с которым он входит в ряд *Nephrolepides*. *A. sachalinensis* и *A. mayriana* более близки к *A. veitchii* и другим представителям ряда *Veitchianae*, и поэтому, на наш взгляд, должны относиться к этому последнему ряду.

Еще один критический таксон сосновых – лиственница архангельская, распространенная на северо-востоке европейской части России, Урале и юго-западе Западной Сибири, отличается канделябровидно-приподнятыми ветвями, более крупными шишками (28–36 мм дл.), с большим количеством (25–50 шт.) семенных чешуй в каждой шишке, долго сохраняющихся на растении, иной окраской (фиолетово-коричневой) старых шишек, а также более широкими (12–20 мм шир.) и отчетливо ложковидными семенными чешуями. С систематической точки зрения, на наш взгляд, вполне заслуживает статуса подвида – *Larix sibirica* subsp. *archangelica* (Laws.) Tzvel.

Вопрос о валидных названиях для лиственницы архангельской, л. даурской, так же как и для некоторых других видов лиственниц является на сегодняшний день первоочередным вопросом номенклатуры рода *Larix*. В некоторых важнейших отечественных и зарубежных современных сводках по систематике хвойных (Недолужко, 1995; Farjon, 1998, 2001 и др.) до сих пор употребляются неприоритетные названия для некоторых таксонов российских лиственниц. Между тем, Н.Н. Цвелёвым (1994) в специальной работе, посвященной правильному употреблению в систематической литературе названий для некоторых таксонов рода *Larix*, опубликованной в Ботаническом журнале, убедительно была доказана валидность названий и приоритетность авторства Лавсона (Lawson) для *Larix archangelica* Laws., близкой *L. sibirica* Ledeb. лиственницы с северо-востока России, и сибирской *Larix dahurica* Laws.

Шишки лиственницы даурской (*L. dahurica*) цилиндрические или почти шаровидные, при этом длина шишки всегда превышает ее толщину. Семенные чешуи голые, не сильно отклоненные от оси шишки, вытянуто-лопатовидные, с прямым срезанным цельным или отчетливо выемчатым верхним краем.

Лиственница Чекановского (*Larix* × *czekanowskii* Szafer) представляет собой комплекс гибридных форм, сложившийся в результате гибридизации лиственниц сибирской и даурской. В настоящее время это сложившийся гибридогенный вид, занимающий обширную территорию Средней Сибири, простирающуюся широкой полосой, местами до 500–700 км, от оз. Пясино и Хатанги на юге Таймыра до района Читы в Восточном Забайкалье, проявляет смешанные признаки обоих исходных видов, но чаще всего встречается в двух вариантах: 1) Преобладание признаков лиственницы сибирской – молодые шишки вытянуто-эллиптические, красновато-коричневые. Их чешуи со срезанным верхним краем или округлые, вытянуто-яйцевидные, голые или слегка опушенные короткими волосками, обычно в 4–5 рядах. Более старые шишки 20–26 (30) мм дл., 15–20 мм толщ., яйцевидные, серые, чешуи округлые, с небольшой выемкой или зубчатые. 2) Преобладание признаков лиственницы даурской – молодые и старые шишки довольно мелкие (до 10 мм дл.), вытянутые или почти шаровидные. Чешуи вытянутые или почти округлые, со срезанным верхним краем, голые, в 3–4 рядах.

Восточносибирская лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr), на наш взгляд, также заслуживает статуса самостоятельного вида. Она отличается от близкой *L. dahurica* формой и строением зрелых шишек и чешуй. Шишки шаровидные, как бы приплюснутые сверху, их длина всегда меньше толщины. Семенные чешуи сильно отклоненные от оси, почти округлые со срезанным, слегка выемчатым краем или немного вытянуто-продолговатые со срезанным краем, очень часто загнутым внутрь (отчетливо ложковидные).

Нами установлено, что эндемик Сахалина (кроме северной его части) и Курильских островов, *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr., вполне заслуживает статуса самостоятельного вида, близкого японской *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. и восточносибирской *Larix cajanderi* Mayr. Этот таксон отличается от *L. cajanderi* менее крупными зрелыми шишками; желтоватыми, со слегка отвороченным почти цельным (почти без выемки) верхним краем семенными чешуями, менее сильно (на 45–70°) отклоненными от оси, а также иной окраской (красно-коричневой), легкой опушенностью молодых побегов и более крупными (8–10 мм дл.), почти цилиндрическими укороченными побегами. Близка японской *L. kaempferi* (Lamb.) Carr., от которой отличается менее крупными шишками, гораздо меньшей отвороченностью семенных чешуй и более крупными кроющими чешуями, равными почти 2/3 семенной, а также более крупными укороченными побегами. Лиственница курильская (*L. kurilensis* Mayr) была описана Г. Майром (Mayr, 1890) позднее *L. kamtschatica*, в настоящее время признана большинством ботаников идентичной *L. kamtschatica*, и является поэтому синонимом последней.

Еще один дальневосточный критический таксон р. *Larix* – лиственница ольгинская (*L. olgensis* A. Henry) отличается густо опушенными красноватыми молодыми удлиненными побегами, довольно крупными (1,8–2,5 см дл., 1,2–1,5 (–2) см толщ.), туповато-яйцевидными шишками, состоящими из 25–30 семенных чешуй, расположенных в 5–6 рядах. Семенные чешуи округлые, ложковидно изогнутые, по спинке рассеянно-волосистые; чешуи молодых шишек довольно густо покрыты рыжими длинными волосками.

Вопрос о таксономическом статусе некоторых др. спорных таксонов лиственниц, описанных с территории ДВ (*Larix lubarskii* Sukacz., *L. maritima* Sukacz., *L. komarovii* B. Kolesn., *L. amurensis* B. Kolesn., *L. ochotensis* B. Kolesn.), заслуживает дальнейшего исследования в Гербариях Владивостока и с сопредельной территории Китая.

Ель финская (*Picea* × *fennica* Kom.), распространенная в северной части Восточной Европы и в Скандинавии, отличается широко закругленными и внезапно короткозаостренными или слегка зубчатыми по верхнему краю семенными чешуями, узкой кроной с вниз отогнутыми ветвями и голыми побегами. Зрелые шишки у этого вида менее 8 см дл.

Приоритетным для дальневосточной ели аянской, или хоккайдской в настоящее время признается латинское название *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr. (Farjon, 2001).

Еще один дальневосточный критический таксон рода *Picea*, ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai), произрастающий на юге Приморского края, а также на п-ове Корея и в Северо-Восточном Китае, на наш взгляд, вполне заслуживает статуса самостоятельного вида, близкого ели сибирской (*Picea obovata*). Отличается от последнего более крупными (6–10 см дл.) шишками, более длинными, сизоватыми хвоинками, верхушки ко-

торых длиннозаостренные (с острием 0,5–0,7 мм дл.), а также иной окраской (красновато-коричневой) и формой (удлиненно-конической) верхушечных почек.

Сосна крымская (*Pinus pallasiana* D. Don) хорошо отличается от близкого вида с. черной (*Pinus nigra* J.F. Arnold) более крупными широкояйцевидными шишками, формой апофизов семенных чешуй и некоторыми особенностями строения вегетативных органов (более длинными хвоинками, иной окраской чешуевидных листьев брахибластов и др.). В этой группе видов также довольно хорошо выделяется с. Хельдрейха (*P. heldreichii* H. Christ), с. Зальцмана (*P. nigra* subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco и с. далматская (*P. nigra* subsp. *dalmatica*). Остальные родственные таксоны можно рассматривать только как синонимы этих выше упомянутых таксонов.

Критический таксон сосна меловая (*Pinus cretacea* (Kalenicz.) Kondr.), встречается в России на юге Средне-Русской возвышенности, в Россошинском и Острогожском районах Воронежской области, а также в Белгородской области, по берегам рек Дона и его притоков. На Украине – в Славянском районе Донецкой области по берегу Северского Донца. Везде она произрастает на меловых обнажениях или карбонатных почвах по берегам рек. Сравнительное параллельное изучение гербарных материалов и собственных сборов по этому таксону и др. таксонам, близким к *Pinus sylvestris* (*P. sosnowskyi* Nakai, *P. friesiana* Wichura и др.), убедило нас в необходимости несколько понизить статус этого таксона, ранее он рассматривался как самостоятельный вид (Орлова, 2002). Считаем, что этот таксон заслуживает ранга разновидности – *P. sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. (Orlova, Firsov, in print).

Статус остальных родственных для *P. sylvestris* и некоторых др. критических таксонов в ходе выполнения проекта подтвержден нами. Кавказско-крымская сосна Сосновского (*Pinus sosnowskyi* Nakai) хорошо отличается от *P. sylvestris* L. формой шишек, удлиненно-яйцевидных, более крупных, раскрывающихся при созревании только до половины, а также более длинными и широкими хвоинками и морфологией почек (цилиндрических или удлиненно-яйцевидных с темно-коричневыми чешуями). Сосна Фриза (*P. friesiana* Wichura), растущая на территории России в Мурманской области и Сев. Карелии, а вне России в сев. Финляндии, Норвегии и частично Швеции, также достаточно хорошо отличается от *P. sylvestris* более мелкими шаровидными шишками, со вздутыми апофизами, гораздо более короткой и более широкой хвоей (2–4 см дл., около 2 мм шир.) и короткими влагалищами брахибластов (5–6 мм дл.), расширенными на верхушке. Уточнены границы ареала этого таксона.

Таким образом, в результате выполнения проекта на территории России установлено произрастание 30 дикорастущих видов из 4 родов сем. Pinaceae: *Abies gracilis* Kom., *A. nordmanniana* (Stev.) Spach, *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *A. sachalinensis* F. Schmidt, *A. sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb. с двумя подвидами (*L. sibirica* subsp. *archangelica* (Laws.) Tzvel. и *L. sibirica* subsp. *sibirica*), *L. dahurica* Laws., *L. x czekanowskii* Szafer, *L. cajanderi* Mayr, *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr., *L. olgensis* A. Henry, *Picea abies* (L.) H. Karst., *P. x fennica* Kom., *P. glehnii* (F. Schmidt) Mast., *P. jezoensis* (Siebold et Zucc.), *P. koraiensis* Nakai, *P. obovata* Ledeb., *P. orientalis* (L.) Peterm, *Pinus pityusa* Stev., *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin, *P. x istratovae* L. Orlova, *P. densiflora* Siebold et Zucc., *P. friesiana* Wichura, *P. funebris* Kom., *P. koraiensis* Siebold et Zucc., *P. x litvinovii* L.Orlova, *P. pallasiana* D.Don, *P. parviflora* Siebold et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Regel, *P. sosnowskyi* Nakai, *P. sylvestris* L. с 5 подвидами (*P. sylvestris* subsp. *sylvestris*, *P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukacz., *P. sylvestris* subsp. *ursina* L.Orlova, *P. sylvestris* subsp. *krylovii* (Serg. et Kondr.) Busik, *P. sylvestris* subsp. *amurensis* L.Orlova).

Литература

Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1995. 208 с.

Орлова Л.В. Таксономический обзор семейства *Pinaceae* // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 7. С. 99–108.

Орлова Л.В. О систематическом положении *Abies gracilis* Kom. (*Pinaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 21–26.

Орлова Л.В., Новоселова М.С. Отд. *Pinophyta* (*Gymnospermae*) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Москва-Санкт-Петербург, 2004. Ч. 1 (Япония и Корея). С. 15–20.

Орлова Л.В., Бялт В.В. Типовые образцы некоторых таксонов рода *Pinus* (*Pinaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) // Новости систематики высших растений. Т. 40, in print.

Цвелёв Н.Н. О названиях некоторых лиственниц (*Larix, Pinaceae*) России // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 90–91.

Christensen K.I. & Orlova L.V. Typification of specific and infraspecific names in *Abies, Larix, Picea* and *Pinus* (*Pinaceae*) // Feddes Repertorium. 2006. Vol. 117. N 7–8. P. 519–525.

Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. ed. 2. Kew, The Royal Bot. Garden, 2001. 309 p.

Mayr H. Die Waldungen von Nordamerica. Munchen, 1890. 437 s.

Orlova L.V. On the systematic importance of the morphology and anatomy of the vegetative and reproductive organs in the *Pinaceae* // Materials of XVII International Botanical Congress – Abstracts, Vienna, Austria, Europe, (17–23 July 2005b). P. 386.

СИСТЕМАТИКА ЗОНТИЧНЫХ (*UMBELLIFERAE/APIACEAE*) НА ПЕРЕПУТЬЕ

Пименов М.Г.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Зонтичные издавна считаются одним из «крепких орешков» систематики цветковых растений. Это мнение, несомненно, справедливо, но нужно разобраться в причинах трудностей более детально. Само узнавание «зонтичного растения» (отнесение к семейству) во внетропических флорах Северного полушария может быть уверенно сделано начинающим студентом, юным натуралистом или даже любителем, за исключением немногих специфических случаев. Недаром зонтичные были одной из самых рано выявленных групп растений (Constance, 1975) и стали предметом исторически самой первой монографии среди всех таксонов растений (Morison, 1672). На уровне видов разграничение зонтичных ничем существенным не отличается от проблем с видами других семейств. Более того, такие «отягощающие обстоятельства», как апомиксис или межвидовая гибридизация, или редки, или совсем неизвестны у *Umbelliferae*. Единственное оправдывающее отличие может заключается в том, что нередко виды разных родов имеют внешнее сходство, и надо разбираться в мелких морфологических различиях для выяснения родовой принадлежности. Основные трудности начинаются с обособлением надвидовых таксонов. Любые таксономические изменения на уровне рода, в этом семействе довольно обычные в процессе критических ревизий, болезненно воспринимаются другими ботаниками, так как вынуждают адаптироваться к новым названиям. Перенос видов из секции в другую секцию, из подрода в другой подрод, а также перемещение рода в другую трибу или даже подсемейство, не так заметны, хотя могут быть индикаторами существенного прогресса в познании зонтичных. В основе нестабильности систематики и номенклатуры зонтичных лежат объективные особенности структуры биоразнообразия в этом семействе, имеющего нередко континуальный характер без резких хиатусов, которым можно было бы поставить в соответствие уровень рода. Зонтичные признаются молодым семейством с веерным характером дивергенции. Поэтому классификации, в основу которых изначально были положены разные признаки, могут кардинально отличаться, и такая нестабильность прослеживается на всем протяжении развития систематики зонтичных. Даже разные группировки родов, построенные на анализе признаков из группы важнейших для *Umbelliferae* карпологических (такие как системы Коха – Декандолля – Друде, с одной стороны, и Калестани – Козо-Полянского, с другой) неодинаковы и в некоторых частях контрастны. Даже сейчас нет системы семейства, которую с полным правом можно было бы назвать естественной. Эволюция систем зонтичных во второй половине XX в. заключалась в частной модификации наиболее популярной и, надо признать, наиболее обоснованной классификации Друде (Drude, 1897–98). Одна такая модификация была предложена нами (Pimenov & Leonov, 1993).

Новый этап развития систематики наступил с появлением молекулярных методов, основанных на различиях структуры нуклеиновых кислот. Хотя представление о последовательностях ДНК как морфологии особого типа (Stuessy, 2003) представляется нам рациональным и очень своевременным в современных жарких дискуссиях на тему «морфология против молекул», надо отметить, что экспериментальные данные, получаемые с помощью молекулярных методов, вполне независимы от морфологических характеристик и основанных на них предшествующих таксономий. В этом их особая ценность, которую не может отрицать даже самый традиционно мыслящий систематик.

Поскольку одним из центров зарождения молекулярной систематики и филогенетики («геносистематики») в мире был Московский университет, оказалось естественным, что и первая молекулярная работа в области систематики зонтичных, основанная на методе ДНК-ДНК гибридизации, была выполнена в его стенах (Вальехо-Роман и др., 1979, 1982; Antonov et al., 1988). В это время ценность геносистематики в конкретных таксономических исследованиях нуждалась в подтверждении, и действительно на примере зонтичных было подтверждено, что в общих чертах дивергенция ДНК соответствует уровню таксономических различий, установленному по морфологическим признакам. Однако с точки зрения классической систематики результаты были шокирующими, так как корреляция со всеми разнообразными морфологическими системами подсемейства *Apioideae* была минимальной. Только подсемейсво *Saniculoideae* достоверно отличалось от *Apioideae*, два вида *Anthriscus* оказались ближайшими, а *Lecokia* и *Smyrniopsis* близкими, что давало некоторую надежду на дальнейшие перспективы.

В те же годы (но в основном до информационного «взрыва» в этой области знаний, связанного с широким секвенированием nrITS и других участков генома) ценные результаты дало сравнительное иммунохимическое изучение запасных белков семян зонтичных (Шнеер и др., 1991, 2001; Shneyer et al., 1992, 1995, 2003). Полученые результаты также по большей части расходились с существовавшими системами. Особенно надо отметить четкие экспериментальные результаты, показавшие полифилию *Smyrnieae* и значительную дивергенцию *Angelica* и *Ostericum* (эти и целый ряд других результатов были впоследствии подтверждены данными

по секвенированию ДНК). Хотя оба метода, и иммунохимический и гибридизации ДНК, подвергались критике в отношение недостатков методики, они, на мой взгляд, ценны тем, что дают интегральную оценку сходства объектов исследования, в первом случае белка (определенной фракции), во втором случае – ядерной ДНК разных таксонов, чего нет в работах по секвенированию отдельных участков генома.

Сейчас зонтичные представляются одним из семейств цветковых, наиболее полно изученных методами молекулярной систематики. Для некоторых таксонов молекулярная информация по нуклеотидным последовательностям отдельных генов и спейсеров более полна, чем морфологичекие данные по тем же таксонам, особенно в том, что касается строения плодов.

Появление и быстрое развитие молекулярной систематики породило множество вопросов, затрагивающих коренные проблемы систематики, филогенетики и даже номенклатуры растений. Сопоставление результатов молекулярной и традиционной, точнее морфологической, систематики становится одной из центральных задач таксономической ботаники. Разброс мнений очень широк. Моя задача – анализ ситуации на примере конкретного семейства, одного из крупнейших среди семенных растений.

Многие молекулярные ботаники, увлеченные открывшимися и еще более открывающимися перспективами, эксплицитно или чаще имплицитно отказывают морфологической систематике в дальнейших перспективах, особенно в понимании филогении растений. Роль традиционной систематики они полагают законченной; в настоящее время она видится им лишь как каталог растений и как точка отсчета для «новой филогении и систематики», на основании которой можно создавать более или менее правдоподобные сценарии эволюции морфологических признаков. Истинная же систематика и особенно филогения познаваемы, главным образом, или исключительно на молекулярном уровне.

Такой редукционистский подход нашел своих адептов и в исследованиях *Umbelliferae*. Их усилиями не только добываются ценные данные о структуре (т. е «морфологии») последовательностей, но и проводится решительная ревизия системы семейства исключительно по молекулярным данным.

Однако работы работам рознь. В систематике зонтичных и порядка *Apiales*, к которому они относятся, есть проблемы разного таксономического уровня и разной степени разрешения в предшествующий период. Одна из самых сложных, оставшихся нерешенными – общая структура семейства на уровне подсемейств, а конкретно – включение или невключение *Hydrocotyloideae* и целостность этого подсемейства. В рамках масштабного молекулярно-филогенетического анализа всего порядка положение, объем и состав *Hydrocotyloideae* были кардинально пересмотрены (Plunkett et al., 2004; Chandler & Plunkett, 2004); даже самого таксона в понимании его Друде и последующими систематиками в новой классификации не осталось, была показана его несомненная полифилия. Об этом можно было догадываться и по немолекулярным данным, например, по вариабельности хромосомных чисел (Pimenov et al., 2003); однако таксономических выводов сделано не было. В таких ситуациях молекулярные данные обладают несомненными преимуществами, так как в области морфологии остается сложная проблема гомологизации состояний признаков. Я не думаю, что ревизия традиционных *Hydrocotyloideae* закончена, но существенный шаг вперед сделан.

Большинство работ касается *Apioideae*, по таксонам которых морфологической сопоставимой информации много. Корреляция морфологических и молекулярных признаков в разных группах разная, но в целом довольно низкая, особенно на уровне триб. Об искусственности триб в системах и Друде и Козо-Полянского много писалось; теперь их полифилия подтверждена на молекулярном уровне. Только *Scandiceae, Echinophoreae* и *Tordylieae* оказались моно- или парафилетичными, а такие явно неестественные трибы как *Smyrnieae*, *Apieae* и *Peucedaneae* распались на отдельные, не связанные близким родством группы. Большинство крупных родов – *Peucedanum, Ligusticum, Angelica, Seseli, Pimpinella* и др. (но не *Bupleurum*) оказались в той или иной степени полифилетическими. Другими словами, молекулярные данные указывают на необходимость дальнейшего дробления многих таксонов. Но есть и явные издержки такого чисто молекулярного подхода. Это и описание молекулярных клад в качестве новых триб (*Pleurospermeae, Heteromorpheae, Aciphylleae, Steganotaenieae*), не имеющих внятной морфологической характеристики и диагностики (Downie et al., 2000; Calvino & Downie, 2007), и расширение таким же способом ранее описанных классическими ботаниками триб – *Oenantheae* (Hardway et al., 2004), *Selineae* (Spalik et al., 2004), *Pyramidoptereae* (Downie et al., 2001), которые в результате свое морфологическое своеобразие теряют. Именно соединение в молекулярные клады морфологически сильно различающихся таксонов представляет главную проблему таксономической интерпретации молекулярных деревьев. Для молекулярных клад нужна особая номенклатура, отличная и не смешиваемая с номенклатурой таксонов. Я не ратую за PHYLOCODE, но порядок в наименовании клад должен существовать, причем иерархический (например, суперклада – клада – субклада). Термин «суперклада» уже используется Downie и другими. Интересно, что эта самая крупная и трудно разрешимая клада в молекулярном дереве *Apioideae*, если не по составу, то по положению в определенной степени соответствует трибе *Ammineae* (правильно *Apieae*) системы Друде, также самой крупной и плохо очерченной.

На уровне родов есть много примеров корректной и некорректрной интерпретации молекулярных данных. В некоторых случаях они замечательно проливают свет в сложных таксономических ситуациях; в дру-

гих случаях вызывают недоумение и могут рассматриваться как конвергенция на молекулярном уровне. Как отличить эти две ситуации, не привлекая дополнительных данных, остается для меня загадкой.

Из опыта работы, в которой я принимал участие как ботаник, могу привести положительные примеры, когда молекулярные признаки оказались важными, по родам *Komarovia, Cyclorhiza, Parasilaus, Calyptrosciadium, Hohenackeria, Magadania, Hansenia, Nothopterygium, Haussknechtia, Demavendia, Zeravschania, Arafoe, Tamanschjanella, Oreocome, Ligusticopsis, Cnidiocarpa, Opsicarpium, Lagoecia, Symphyloma, Mandenovia* и др. (Valiejo-Roman et al., 1998, 2002a, b, 2006a, b; Katz-Downie et al., 1999; Pimenov et al., 1999, 2007; Logacheva et al., 2007) Наиболее сложные в таксономическом отношении роды и группы близких родов и в молекулярном анализе пока остаются трудно разрешимыми (*Ligusticum* s.l., *Peucedanum* s. ampl.). В целом, для систематики *Umbelliferae* молекулярные признаки не хуже и не лучше, чем морфологические, и игнорировать их неразумно. Как и преувеличивать их значение.

Литература

Вальехо-Роман К.М., Антонов А.С., Пименов М.Г. Гомологии в ДНК зонтичных подсемейства *Apioideae* // Доклады АН СССР. 1979. Т. 245. № 4. С. 1021–1024.

Шнеер В.С., Кутявина Н.Г., Пименов М.Г., Леонов М.В. Серологическое исследование межродовых отношений в *Apioideae (Apiaceae)* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 245–257.

Шнеер В.С., Кутявина Н.Г., Пименов М.Г. Иммунохимическое изучение таксономических отношений в трибах *Coriandreae, Scandiceae, Caucalideae, Dauceae* и *Thapsieae* (*Umbelliferae-Apioideae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 14–25.

Antonov A.S., Vallejo-Roman K.M., Pimenov M.G, Beridze N.N. Non-equivalency of plant genera: evidence for DNA-hybridization data // Pl. Syst. Evol. 1988. Vol. 161. N 3–4. P. 155–168.

Calvino C.I., Downie S.R. Circumscription and phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Saniculoideae* based on chloroplast DNA sequences // Molecular Phylog. Evol. 2007. Vol. 44. N 1. P. 175–191.

Chandler G.T., Plunkett G.M. Evolution in *Apiales*: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linnean Soc. 2004. Vol. 144. P. 123–147.

Constance L. History of the classification of *Umbelliferae (Apiaceae)* // Heywood V.N. (ed.). The biology and Chemistry of the *Umbelliferae*. 1975 P. 1–11.

Downie S.R, Katz-Downie D.S., Watson M.F. A phylogeny of the flowering plant family *Apiaceae* based on chloroplast DNA rpl16 and rpoC1 intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily *Apioideae*// Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 2. P. 273–292.

Downie S.R., Plunkett G.M. et al. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: the contribution of molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. N 2. P. 301–330.

Drude O. Umbelliferae // Engler & Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 1897–98. Bd. 3. Hf. 8. S. 63–250.

Hardway T.M., Spalik K., Watson M.F., Katz-Downie D.S., Downie S.R. Circumsciption of *Apiaceae* tribe *Oenantheae* // S. Afr. J. Bot. 2004. Vol. 70. P. 393–406.

Katz-Downie D.S., Valiejo-Roman C.M., Terentieva, E.I., Troitzky A.V., Pimenov M.G., Lee B., Downie S.R. Towards a molecular phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Pl. Syst. Evol. 1999. Vol. 216. N 3–4. P. 167–195.

Logacheva M.D., Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G. ITS phylogeny of West Asian *Heracleum* species and related taxa of *Umbelliferae-Tordylieae* W.D.J.Koch, with notes on evolution of their *psb*A-*trn*H sequences // Pl. Syst. Evol. 2007. Vol. 269. N 3–4.

Morison P. Plantarum umbelliferarum distributio nova. 1672. 91 pp. Oxford.

Pimenov M.G., Leonov M.V. The genera of the *Umbelliferae*. A nomenclator. 1993. Kew.

Pimenov M.G., Shneyer V.S., Vallejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Troitzky A.V. Komarovia Korovin (*Umbelliferae*): A multidisciplinary study of a genus of uncertain taxonomic position // Komarovia (St.-Petersburg) 1999. Vol. 1. P. 61–73.

Pimenov M.G., Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Mozaffarian V. Enignatic genus *Haussknechtia (Umbelliferae)*: systematic relationships based on molecular and carpological data // Nord. J. Bot. 2007. Vol. 24. N 5. P. 555–565.

Pimenov M.G., Vasilieva M.G., Leonov M.V., Daushkevich Ju.V. Karyotaxonomical analysis in the *Umbelliferae*. 2003. Science Publishers, Enfield, NH.

Plunkett G.M., Chandler G.T. et al. Recent advances in understanding *Apiales* and a revised classification // S Afr. J. Bot. 2004. Vol. 70. P. 371–381.

Shneyer V.S., Borschtschenko G.P., Pimenov M.G., Leonov M.V. The tribe *Smyrnieae* Spreng. (*Umbelliferae*) in the light of serotaxonomical analysis // Pl. Syst. Evol. 1992. Vol. 182. P. 135–148.

Shneyer V.S., Borschtschenko G.P., Pimenov M.G. Immunochemical appraisal of relationships within the tribe *Peucedaneae (Apiaceae)* // Pl. Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 1–16.

Shneyer V.S., Kutjavina N.G., Pimenov M.G. Systematic relationships within and between *Peucedanum* and *Angelica* (*Umbelliferae-Peucedaneae*) inrerred from immunological studies of seed proteins // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 236. N 3–4. P. 175–194.

Spalik K., Reduron J.-P., Downie S.R. The phylogenetic position of *Peucedanum* sensu lato and allied genera and their placement in tribe *Selineae* (*Apiaceae*, subfamily *Apioideae*) // Pl. Syst. Evol. 2004. Vol. 243. P. 189–210.

Stuessy T.F. Morphological data in plant systematics // Stuessy T.F, Mayer V. & Hörandl E. (eds.). Deep morphology. Toward a renaissance of morphology in plant systematics. 2003. P. 299–315.

Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G., Terentieva E.I., Downie S.P., Katz-Downie D.S., Troitsky A.V. Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear rDNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. N 7. С. 1–22.

Valiejo-Roman C.M., Shneyer V.S., Samigullin T.H., Terentieva E.I., Pimenov M.G. An attempt to clarify taxonomic relationships in «Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum*» (*Umbelliferae-Apioideae*) by molecular analysis // Pl. Syst. Evol. 2006a. Vol. 257. P. 25–43.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Relationships among genera in *Saniculoideae* and selected *Apioideae (Umbelliferae)* inferred from nrITS sequences // Taxon. 2002a. Vol. 51. N 1. P. 91–101.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I, Samigullin T.H., Pimenov M.G. nrDNA ITS region sequencing reveals affinity of some Sino-Himalayan *Umbelliferae* taxa // Taxon. 2002b. Vol. 51. N 4. S. 685–701.

Valiejo-Roman C.M., Terentieva E.I., Samigullin T.H., Pimenov M.G. Ghahremani-nejad F., Mozaffarian V. Molecular data (nrITS-sequencing) reveal relationships among Iranian endemic taxa of the *Umbelliferae* // Feddes Repert. 2006b. Bd. 117. Hf. 5–6. S. 367–388.

ШИРОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.): К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ТАКСОНОМИИ

Потемкин О.Н.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) в Сибири и на Дальнем Востоке России встречается во всех областях и природных зонах. Широкая экологическая амплитуда вида позволяет ему занимать различные экотопы как на равнине, так и в горных районах. В Красноярском крае и Якутии ель сибирская, совместно с лиственницей, доходит до полярного круга, образуя северную границу леса. В Горном Алтае и Саянах поднимается до отметки 2200 м над ур.м. При этом в пределах всего ареала вид морфологически достаточно полиморфен. Так моргинальные северные популяции ели испытывают повышенную адаптационную нагрузку в силу не типичных для них эколого-географических характеристик мест обитания. Это выражено в биологических и морфологических особенностях, как отдельных растений так и окраинных популяций в целом (Парфенов, 1980; Милютин, 1991).

Проведены исследования морфологической структуры 6 популяций ели сибирской, расположенных вдоль р. Енисей от г. Красноярска до г. Норильска. Изучен полиморфизм основных морфологических характеристик елей, положенных в основу определительных ключей представителей рода *Picea* A. Dietr: длина хвои; ширина хвои; высота хвои на поперечном срезе; отношение длины хвои к ее ширине; длина женской шишки; ширина семенной чешуи; ширина семенной чешуи при окончании крыла семени; ширина крыла семени; высота крыла семени; высота семенной чешуи. Для изучения изменчивости во всех случаях использованы выборки из 30 деревьев.

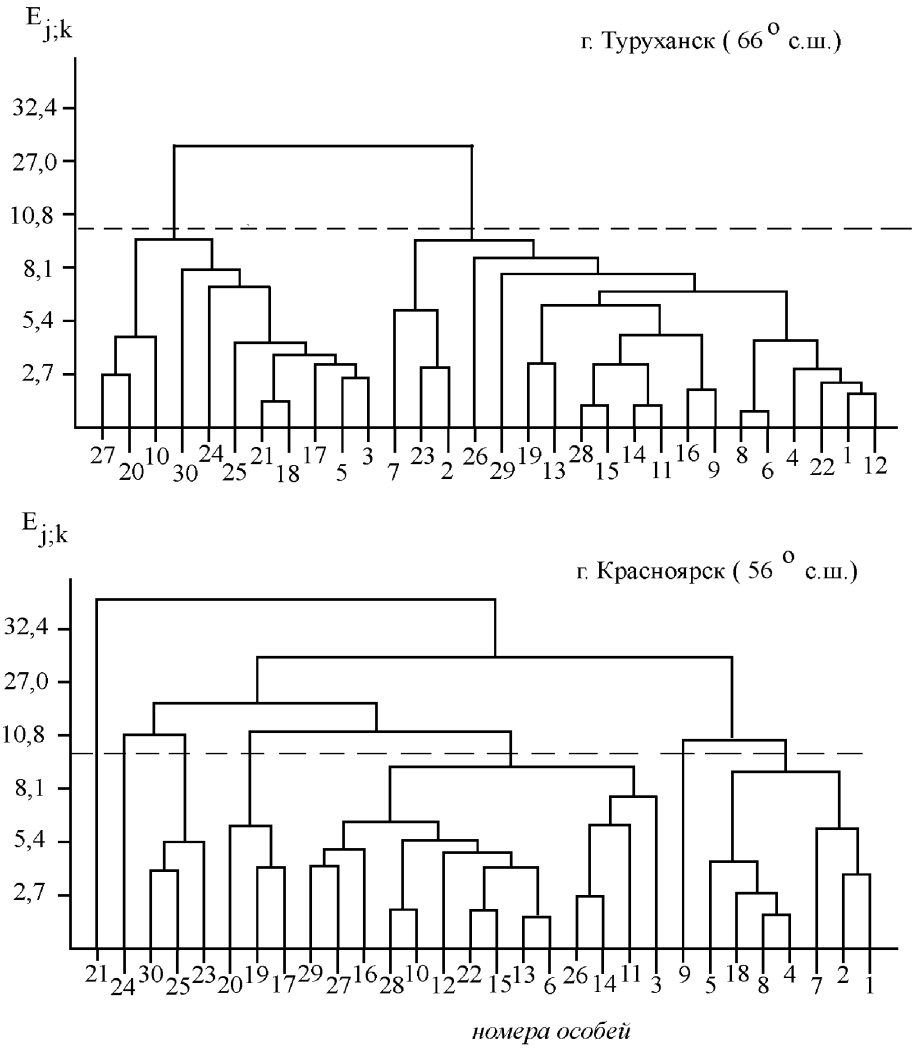
При работе с основными морфологическими характеристиками ели сибирской выявлена направленность в их изменчивости от центра ареала вида к северным границам распространения (табл.). Метрические характеристики практически всех признаков уменьшаются. Данная тенденция отмечена для многих видов растений, где северные и южные границы удалены друг от друга на сотни километров (Мамаев, 1972).

Средние значения и коэффициенты вариации морфологических признаков на северном пределе распространения вида и в центре ареала

Название признака	Северные районы обитания		Центр ареала	
	$\bar{x}\pm s_x$	C, %	$\bar{x}\pm s_x$	C, %
Длина хвои	12,344±0,200	5,55	15,124±0,344	16,33
Ширина хвои	1,275±0,012	5,07	1,186±0,018	10,82
Высота хвои на поперечном срезе	1,028±0,013	9,05	0,930±0,028	10,14
Длина шишки	41,975±0,460	5,09	64,408±1,150	21,12
Максимальная ширина семенной чешуи	9,805±0,160	6,97	11,782±0,310	11,14
Ширина семенной чешуи в районе окончания крыла семени	8,730±0,094	6,15	10,336±0,260	13,22
Ширина крыла семени	4,148±0,041	6,77	4,721±0,088	13,11
Высота крыла семени	7,433±0,160	8,34	9,558±0,250	19,64
Высота семенной чешуи	9,065±0,090	5,35	14,799±0,260	14,22

Примечание: $\bar{x}\pm s_x$ – средние значения признака с ошибкой среднего; C, % – коэффициент вариации признака.

На рисунке показана морфологическая структура популяций по всем изученным признакам в центральных районах обитания вида (г. Красноярск) и в северных районах (окрестности г. Туруханска). Расстояние между пунктами более 1200 км. Можно отметить, что морфологическая структура популяций на крайнем северном пределе распространения вида проще, чем в центре ареала. Так, при проведении кластерного анализа с использованием основных морфологических характеристик при значимости $J_{i;k}$ на уровне 10 единиц в популяции на севере выделилось 2 самостоятельные группы, в то время как в центре ареала число групп соответственно равнялось 7.



Дендрограмма сходства организмов в популяциях ели сибирской на северном пределе распространения вида и в центре ареала

Виды растений с широким ареалом распространения, в силу неоднородности биологических особенностей роста и развития в различных эколого-географических местах произрастания, как правило, предлагают нам самый широкий спектр морфологического полиморфизма. При недооценке закономерностей данного факта, возможно появление описания той или иной морфологического отклонения в качестве отдельных, таксономически самостоятельных видов и форм. Изучение изменчивости на массовом материале является необходимым условием для получения объективных результатов при проведении таксономических исследований.

Литература

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 283 с.
*Милютин Л.И.*Особенности краевых популяций древесных растений // Экология популяций. М., 1991. С. 86–97.
Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. Минск, 1980. 205 с.

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ПОРЯДКА *CELASTRALES*: КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД

Савинов И.А.

Москва, Московский государственный университет прикладной биотехнологии

Широкое использование молекулярных методов в филогенетической систематике покрытосеменных заставило решительно пересмотреть наши взгляды на эволюционную историю многих таксонов. Однако многие специалисты согласны с тем, что сейчас речь может идти о дальнейшем параллельном развитии (накоплении и сопоставлении) четырех массивов данных: молекулярной филогенетики, морфологической филогенетики, эволюционной генетики развития и наших знаний о механизмах процесса эволюции (см. Bateman et al., 2007). По-видимому, тестирование существующих гипотез о родстве отдельных таксонов, созданных на основе морфологического анализа, с помощью данных молекулярных исследований, – тот необходимый путь, которым должна идти современная систематика растений для последующего синтеза. Еще одна возможность для сближения – разработка современных моделей развития тех органов у организмов (например, цветка), для которых уже существуют обоснованные генетические программы (модель ABC).

Согласно представителям т.н. неклассической биологии, основными методами систематики являются: 1) морфологический и 2) эмбриологический. Вместе они позволяют нам выявлять сходства и различия организмов-носителей качественных признаков и строить систему. Основным методом реконструкции филогенеза является, бесспорно, палеонтологический. Он позволяет перейти к историческим реконструкциям и обоснованию архетипа изучаемого таксона. Данные по анализу отдельных участков генома растений позволяют проводить независимое тестирование гипотез о морфологической эволюции таксонов и их системе, созданных на основании морфолого-эмбриологических признаков.

Создание макросистемы покрытосеменных растений, отражающей весь спектр традиционных признаков морфологии и биохимии, было завершено, в основном, к 1980-м гг. (А.Л. Тахтаджян, J. Hutchinson, R. Dahlgren, R. Thorne, A. Cronquist). Порядок *Celastrales* в системе А.Л. Тахтаджяна (1987) был принят в объеме следующих 12 семейств: *Aquifoliaceae*, *Phellinaceae*, *Icacinaceae*, *Sphenostemonaceae*, *Cardiopterydaceae*, *Brexiaceae*, *Celastraceae*, *Goupiaceae*, *Lophopyxidaceae*, *Stackhousiaceae*, *Salvadoraceae*, *Corynocarpaceae*. Такая картина резко изменилась в 1997 гг., когда была опубликована одна из первых статей молекулярных систематиков (Savolainen et al., 1997), где был установлен факт полифилии семейств, формирующих порядок. Два года спустя такое заключение было поддержано автором на основе морфологического анализа (Савинов, 1999). В результате дальнейших исследований американских специалистов с анализом ядерных (18S, ITS 1, 26S rDNA) и пластидных генов (atpB, matK, rbcL, trnL-F спейсер), была предложена новая система порядка *Celastrales* (APG, 2003; Zhang et Simmons, 2006), включающая семейства *Parnassiaceae*, *Lepidobotryaceae*, *Celastraceae* (incl. *Brexiaceae, Stackhousiaceae*). Результаты первых молекулярно-генетических исследований этих таксонов, проведенных еще в 90-х гг., были учтены и в традиционных макросистемах покрытосеменных (например, Takhtajan, 1997; Thorne, 2000), где они также располагаются рядом (хотя и формируют разные порядки).

Таким образом, главная причина расхождений морфологических и молекулярных данных (на примере порядка *Celastrales*) кроется в слабой разработанности первых. Поэтому в своем исследовании автор уделил особое внимание выявлению и анализу морфологических признаков, а именно: жизненным формам, структуре черешков, соцветий, плодов, семян и проростков, а также развитию цветка.

Из всех рассматриваемых семейств самым специализированным, по-видимому, следует считать *Lepidobotryaceae*. Изученный нами вид *Lepidobotrys staudtii* Engl. (E) обладает специфическими пазушными малоцветковыми соцветиями (чаще одноцветковыми), формирующимися на брахибластах. Каждый цветок в основании несет мелкий чешуевидный лист. Морфологически цветки обоеполые, но функционально оказываются однополыми. Цветки *Lepidobotrys* с нектарным диском, а семена несут присемянник, как и многие *Celastraceae*.

Нектарный диск цветка *Celastraceae* исключительно разнообразен по форме, топографии и структуре, и имеет морфологически сложную природу. Его формирование происходит уже после заложения структуры околоцветника, андроцея и гинецея, причем в образовании диска участвуют основания заложившихся тычинок, лепестков и чашелистиков. В бутоне он имеет вид выпуклой платформы или чаши, над которой возвышаются тычинки и пестик. Структурное разнообразие плодов и семян в сем. *Celastraceae* исключительно велико, что отражает разную степень продвинутости его представителей.

Нектарники-стаминодии *Brexia* и *Parnassia* формируются довольно рано в морфогенезе цветка, но уже после заложения околоцветника, андроцея и гинецея. Эта черта сближает эти роды с сем. *Celastraceae*. Однако, в отличие от нектарного диска в цветке бересклетовых, эти нектарники имеют простую стаминодиальную природу. Коробочка *Brexia* имеет ряд анатомических признаков, общих у нее с плодами бересклетовых. Коробочка *Parnassia* в своей морфологии и анатомической структуре несет специфические признаки.

Цветки представителей сем. *Stackhousiaceae* характеризуются яркой зигоморфией за счет образования трубки чашечки и венчика. Этот таксон занимает особое положение в порядке *Celastrales*, что также подтверждается наличием у его представителей дробных плодов, распадающихся на односеменные мерикарпии.

Подводя итог, можно сказать, что в пор. *Celastrales* наблюдаются следующие эволюционные тенденции, свидетельствующие о продвинутости некоторых его представителей и тенденции к зигоморфии и спайнолепестности цветка:

1. Цветок в типе пятичленный пятициклический; но отмечается тенденция к формированию трех-/четырех- или пятичленных четырехциклических (редукция одного, внешнего круга андроцея в родах *Brexia*, *Parnassia*).
2. Переход к зигоморфии (*Parnassia*, *Stackhousiaceae*). У *Parnassia* цветки даже закладываются как зигоморфные, а только потом становятся актиноморфными.
3. Срастание частей чашечки и даже формирование трубки венчика (*Brexia*, *Parnassia*, *Stackhousiaceae*).
4. Переход от верхней завязи к полунижней за счет ее погружения в нектарный диск (аппендикулярного происхождения) – этот процесс происходит параллельно в различных подсемействах и трибах *Celastraceae*.
5. Переход от четырех- и пятичленного андроцея к трехчленному (*Hippocrateoideae*, *Sarawakodendron*).
6. Редукция внутреннего интегумента семязачатка.
7. Появление дробных плодов.
8. Семена без эндосперма.

Остановимся теперь на вопросе о месте и времени происхождения пор. *Celastrales*. Современная палеоботаника располагает многочисленными ископаемыми остатками, относимыми к сем. *Celastraceae* (в основном, отпечатки листьев, реже пыльцевые зерна и цветки), и описанными из нижнего мела, палеогена и неогена. Однако многие из них можно считать формальными таксонами, отнесение которых к бересклетовым нуждается в дополнительном обосновании. По всей видимости, следует крайне настороженно относиться ко всем находкам сем. *Celastraceae* до-неогенового возраста, и вот почему. Во-первых, еще С.В. Мейен (1981) отмечал, что в раннем мелу происходила выработка новых форм покрытосеменных, а становление современных таксонов ранга семейств было отнесено им к позднему мелу, а рангом родов – к концу позднего мела, а для многих – даже к палеогену и неогену. Этот вывод в целом соответствует современным представлениям палеоботаники об отнесении многих таксонов *Angiospermae* мелового и палеогенового возраста к формальным родам. Во-вторых, массовые палинологические материалы по семейству *Celastraceae* появляются в северном полушарии с нижнего миоцена, что наводит на мысль о позднем появлении бересклетовых здесь. В-третьих, установленные автором три крупных центра современного разнообразия сем. *Celastraceae* (Восточная и Юго-Восточная Азия и Австралазия: около 300 видов из 35 родов; Восточная и юго-восточная тропическая Африка и Мадагаскар: около 200 видов из 25 родов; Центральная и Южная Америка: около 300 видов из 25 родов) и тот факт, что наиболее архаичные рода бересклетовых, за редкими азиатскими исключениями (Мейен называл ЮВА «убежищем для тех, кого климатические перемены выгнали из других мест»), встречаются в Восточной Африке и на Мадагаскаре (последнему свойственно и сем. *Brexiaceae*, и лишь сем. *Parnassiaceae* распространено в Голарктике; однако они в ископаемом состоянии неизвестны), позволяет считать местом происхождения пор. *Celastrales* гипотетический сверхматерик южного полушария – Гондвану.

Итак, сем. *Celastraceae*, по-видимому, возникло не позднее первой половины мелового периода в горных районах Гондваны, причем потомки их успели достаточно широко распространиться по поверхности этого древнего континента до того, как материки потеряли связь друг с другом. Иначе мы не сможем удовлетворительно объяснить присутствие близких родов и даже видов бересклетовых во флорах Южной Америки, Южной Африки, Австралии и Восточной Азии. Важно также обстоятельство, что многие архаические и специализированные представители семейства встречаются во всех перечисленных регионах, обладающих, к тому же, примерно 90% видового разнообразия семейства в целом. Архетип пор. *Celastrales* пока можно охарактеризовать лишь гипотетически.

В таблице суммированы основные признаки рассматриваемых таксонов.

Признаки	*Celastraceae*	*Stackhousiaceae*	*Brexiaceae*	*Parnassiaceae*
Жизненные формы	Деревья, кустарники, кустарнички, лианы	Полукустарники многолетние травянистые растения	Деревья	Многолетниеили однолетние травянистые растения
Соцветия	Дихазиальные, терминальные и интеркалярные	Кистевидные терминальные	Дихазиальные интеркалярные	Цветки одиночные
Цветок	(3)4–5-членный, актиноморфный, иногда с элементами зигоморфии *K4-5C4-5A3-5G(2-5)	5-членный, зигоморфный ↑K(5)C(5)A5G(2-5)	5-членный, актиноморфный *K(5)C5A5+5G(5)	5-членный, с элементами зигоморфии *K5C5A5+5G(4)
Нектароносные структуры	Нектарный диск сложной морфологической природы, иногда простые нектарники-стаминодии	Нектарный диск тонкий	Нектарники-стаминодии	Нектарники-стаминодии
Пыльники	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника массивная	4-гнездные, стенка зрелого пыльника 2-слойная
Пыльцевые зерна	3-бороздноПоро-вые	3-бороздноПоро-вые	3-бороздноПоро-вые	3-бороздноПоровые
Семязачатки	Анатропные, с 2 интегументами, тенуинуцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, тенуинуцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, крассинуцеллятные	Анатропные, с 2 интегументами, тенуинуцеллятные
Плоды	Дробные или локулицидные коробочки, ореховидные, пиренарии, ягоды	Дробные коробочки	Локулицидные коробочки	Локулицидные коробочки
Семена	Голые, саркотестальные, с присемянниками или крыловидными выростами	Голые	Голые	Голые
Числа хромосом	2n = 24, 28, 32, 46, 54, 56, 64, 80 x = 8, 9, 10, 12+	2n = 20 x = 9, 10, 15	2n = 64 n = 32 x = 8	2n = 16, 18, 32, 36, 54 x = 9

Литература

Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.

Савинов И.А. Сравнительная карпология некоторых представителей порядка *Celastrales* в связи с его систематикой и филогенией // Материалы X Московского совещания по филогении растений. М., 1999. С. 141–144.

Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.

Bateman R.M., *Hilton J.*, *Rudall P.J.* Parallel morphological and molecular research programmes are essential for phylogeny reconstruction: the example of seed-plant relationships // Вычислительная филогенетика и геносистематика «ВФГС' 2007» (Computational phylogenetics and molecular systematics «CPMS' 2007»). М., 2007. С. 18–21.

Savolainen V., *Spichiger R.*, *Manen J.F.* Polyphyletism of *Celastrales* deduced from a chloroplast noncoding DNA region // Mol. Phylogenet. Evol. 1997. Vol. 7. P. 145–157.

Takhtajan A. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York, 1997.643 p.

Zhang Li-Bing, *Simmons M.P.* Phylogeny and delimitation of the *Celastrales* inferred from nuclear and plastid genes // Syst. Bot. 2006. Vol. 31, N 1. P. 122–137.

АНАЛИЗ ЭКОАРЕАЛОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЗЛАКОВ (НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА)

Селедец В.П.,[1] Пробатова Н.С.[2]

[1]Владивосток, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
[2]Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

В современной систематике растений, наряду со структурными, генетическими, биохимическими и другими аспектами эволюции, все более пристальное внимание привлекают экологические аспекты и соответственно – экологические методы: последние включают комплексную оценку условий произрастания, выявление и определение экоареала, положение оптимума в экоареале, установление фитоценотической роли вида при различных типах сукцессий и различных их стадиях, а также – оценку антропотолерантности видов. Особое значение имеет изучение экологических предпосылок видообразования и флорогенеза, естественной эволюции и антропогенной трансформации флоры. Одна из сложных проблем – выявление закономерных связей между изменчивостью, в том числе кариологическим полиморфизмом, и структурой экологического ареала вида.

Экологический ареал вида (экоареал) нами понимается как распределение ценопопуляций данного вида в пространстве экологических факторов. Экоареал вида – столь же важный признак, как его морфологические признаки и биологические особенности. Экоареал – не простая сумма экоареалов ценопопуляций, слагающих этот вид, а сложная система, где процессы интеграции и дезинтеграции обуславливают единство вида как основной таксономической единицы и его внутреннее экологическое разнообразие как необходимое условие выживания в разнообразной и изменчивой среде обитания.

Метод анализа экоареалов видов растений первоначально разрабатывался нами для решения флороохранных проблем, но в дальнейшем область его применения постепенно расширялась. Ныне нами проанализированы экоареалы представителей агростофлоры российского Дальнего Востока (РДВ), из родов: *Achnatherum, Agrostis, Alopecurus, Anthoxanthum, Arctophila, Arctopoa, Arundinella, Avenula, Beckmannia, Bromopsis, Calamagrostis, Cleistogenes, Dactylis, Deschampsia, Elymus, Elytrigia, Eriochloa, Festuca, Glyceria, Hierochloe, Koeleria, Leymus, Milium, Neomolinia, Phalaroides, Phleum, Phragmites, Poa, Puccinellia, Schedonorus, Schizachne, Spodiopogon, Trisetum, Zizania,* и эта работа продолжается.

Основные параметры экоареала вида и их индикационное значение были рассмотрены в ряде наших публикаций (Селедец, 2001, 2003, 2004а, б, 2006; Селедец, Пробатова, 2003, 2005, 2007). В экоареале нами выделяются и анализируются такие структурные признаки, как: размер (внешний контур, или экоареал присутствия вида), внутренний контур (экоареал диминирования), положение экоареала в поле экологических факторов (позиция экоареала), конфигурация экоареала (положение относительно оси экологических факторов), центр экоареала (геометрический центр экоареала присутствия вида, он же – теоретически ожидаемый экологический оптимум при полной реализованности экоареала), экологический оптимум (геометрический центр экоареала доминирования вида, или его реальный экологический оптимум), дистанция (расстояние в ступенях экологических шкал между центром экоареала присутствия вида и центром экоареала доминирования), реализованность экоареала (соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования). Особый вопрос – сочетание экологических факторов, что является индикатором конкретных экологических ситуаций.

Экологическая дифференциация таксонов и таксономические проблемы.

В систематике растений обоснованность выделения таксонов в значительной степени определяется их более или менее выраженной экологической приуроченностью. Видообразование наиболее вероятно в той зоне гиперпространства экологических факторов, где имеются незаполненные экологические ниши. Видообразование есть процесс дробления экологической ниши, и метод анализа экоареалов позволяет показать это наглядно и убедительно. Экологические шкалы дают возможность показать экологический ареал и экологическую нишу – не только вида, но и таксона иного ранга. Это немаловажно для обоснования выделения того или иного таксона, но особенно – для выяснения путей экологической адаптации. Можно наглядно представить место любого таксона в гиперпространстве экологических факторов, пути экологической дифференциации той или иной таксономической группы в процессе эволюции.

Экоареал – отражение эволюционных, биогеографических и фитоценотических позиций вида. Применение метода анализа экоареалов видов открывает новые возможности прогнозирования дальнейшей эволюции тех или иных таксономических групп. Для этого можно использовать анализ тенденций экологической адаптации, а также анализ структуры экоареала рода в целом.

Тенденции развития структуры экоареала указывают на возможные направления эколого-фитоценотической дифференциации таксонов, а также – на наиболее вероятные направления эколого-фитоценотической экспансии вида, на пути адаптогенеза. Виды прогрессивных филетических линий нередко отличаются обширными экоареалами и большим разнообразием экологических позиций слагающих их ценопопуляций. Угасающие линии развития обычно легко узнаваемы по жестким экологическим границам среды их обитания, малому экологическому разнообразию слагающих их ценопопуляций.

Особое значение имеет метод анализа экоареалов для крупных родов, через которые можно восстановить картину эволюции агростофлоры на конкретных территориях. Анализ экоареалов позволяет прогнозировать зоны гибридогенеза, интрогрессии, конкурентного ослабления популяций.

С помощью метода анализа экоареалов во многих случаях можно установить, на какой стадии адаптации к условиям окружающей среды находится тот или иной вид, определить его относительный возраст. По степени экологической дифференциации можно судить об относительном возрасте целой группы близкородственных видов. Так, в подсекции *Malacanthae*, одной из процветающих в нашем регионе групп рода *Poa* L., дифференциация выражается в широкой («веерной») экологической адаптации: виды подсекции наиболее богато представлены на РДВ, где распространены от высокогорий до морских побережий, они ориентированы в основном на Тихоокеанский бассейн (Селедец, Пробатова, 2003). Очень широкий эколого-фитоценотический спектр характерен также для родов *Festuca* и *Calamagrostis* на РДВ. Напротив, для *Glyceria*, *Hierochloe*, *Elymus* – характерна «плотная упаковка» экологических ниш: эти роды представлены на РДВ значительным количеством видов, но каждый адаптирован к узкому отрезку эколого-фитоценотического пространства и занимает незначительную часть экоареала таксона более высокого ранга (Селедец, Пробатова, 2003).

Общий экоареал подсекции *Poa* (типовая секция рода *Poa*) значительно шире, чем у подсекции *Malacanthae*. Сравнительный анализ общих экоареалов двух подсекций показывает, что для подсекции *Poa* в целом характерна большая требовательность к почвенной влажности и плодородию почвы, чем у видов подсекции *Malacanthae*. Экоареалы отдельных видов в обеих подсекциях занимают различные участки экоареала своей подсекции. Эта относительная обособленность экоареалов видов является одной из важнейших видовых характеристик.

Анализ экоареалов дает представление и о путях эволюции внутри подсекций. При изучении экологической дифференциации злаков (Селедец, Пробатова, 2003) мы установили, что в подсекции *Poa* четко выделяется линия адаптивной эволюции: от видов влажных местообитаний с богатыми почвами к видам сухих бедных почв (*Poa angustifolia*). Сходный эволюционный ряд наблюдается и у *Malacanthae.* В то же время, эти группы показывают различные направления экологической адаптации: в двух группах одной секции мы видим две существенно различающиеся тенденции эволюционного процесса. Это свидетельствует о бурном эволюционном развитии некоторых филетических линий рода *Poa* и подтверждает обоснованность выделения этих групп в секции *Poa*. На очереди – изучение экоареалов видов гибридогенной группы *Poastena*, характерной для притихоокеанского региона и сформировавшейся при участии представителей *Malacanthae* и секции *Stenopoa*.

Представляет интерес выявление закономерностей изменения экоареала в различных частях географического ареала вида: анализ экоареалов видов в родах *Agrostis, Arundinella, Calamagrostis, Festuca, Elymus* показал, что весь комплекс признаков экоареалов видов закономерно изменяется в направлении от центральной части географического ареала вида к его периферии.

При выявлении закономерностей трансформации экоареала в экотонах (переходных зонах различной природы и разного ранга) особое внимание привлекает экотон глобального ранга – от материка к океану. Анализ экоареалов видов в родах *Poa, Festuca, Elymus, Leymus* привел нас к выявлению феномена континентализации экоареалов, когда амплитуда по одним экологическим факторам закономерно увеличивается, а по другим – сокращается. Имеется несомненная связь между этой проблемой и проблемой изменчивости экоареалов в географическом ареале вида.

Изменение характеристик экоареала как индикатор эволюционных процессов.

Кариологическая характеристика вида включает числа хромосом и уровни плоидности. Она отражает богатство генофонда вида и глубину его преобразования в результате действия эволюционных факторов. Природоохранное значение ее состоит в том, что кариологическая характеристика является показателем генетического потенциала вида.

У злаков наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции наблюдались нами у видов – тетраплоидов, у них реализованность экоареала часто бывает очень высокой.

В последнее время уделяется большое внимание установлению закономерных связей между изменчивостью (в частности, кариологическим полиморфизмом) и экологической амплитудой видов. Недавно нами был опубликован свод данных по числам хромосом у злаков РДВ (Пробатова, 2007). По результатам анализа выявлена определенная связь между уровнями плоидности видов и размерами экоареалов (Селедец, Пробатова, 2005). Были определены экологические амплитуды у некоторых видов с переменной плоидностью (*Poa macrocalyx, Calamagrostis purpurascens, Bromopsis pumpelliana*), в сравнении с видами тех же родов, но стабильными в кариологическом отношении (*Poa tatewakiana, Calamagrostis sesquiflora, Bromopsis canadensis*), установлены экологические диапазоны для указанных видов по отношению к почвенному увлажнению, богатству – засоленности почвы, гранулометрическому составу почвогрунтов и степени дренированности местообитаний (Селедец, Пробатова, 2003). Экологические амплитуды видов, имеющих переменную плоидность, по всем экологическим факторам значительно шире, чем у видов кариологически стабильных, что можно выразить в ступенях экологических шкал. Амплитуда по отдельным факторам может различаться в 5–6 раз, в среднем же амплитуда видов первой группы в 2,5 больше, чем у видов второй группы, что можно интерпретировать как относительное соответствие между экологической амплитудой вида и размахом варьирования его генетической изменчивости.

Работа выполняется при поддержке РФФИ (гранты № 01-04-49430, 04-04-49750, 07-04-00610).

Литература

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2007. Вып. 55. С. 9–103

Селедец В.П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология. 1976а. № 2. С. 19–23.

Селедец В.П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Вып. 24. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976б. С. 62–76.

Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. 248 с.

Селедец В.П. Характеристика и структура экологических ареалов видов сосудистых растений Дальнего Востока в связи с проблемой охраны биоразнообразия // V Дальневосточная конфер. по заповедному делу, посвящ. 80-летию со дня рожд. академика РАН А.В. Жирмунского. Матер. конфер. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 250–251.

Селедец В.П. Концепция экологического ареала вида // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI Съезда Русского ботан. общества. Т. 2. Барнаул: АзБука, 2003. С. 444–445.

Селедец В.П. Экологический ареал вида и проблема охраны флоры на приморских территориях Дальнего Востока России // Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока. Ч. 2. Матер. VI Дальневост. конфер. по заповедному делу. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2004а. С. 111–115.

Селедец В.П. Экологический ареал вида в приокеанических и континентальных регионах // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всеросс. науч. конфер. с международным участием (Улан-Удэ, 7–10 сентября 2004 г.). Ч. I. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004б. С. 10–11.

Селедец В.П. Экологические ареалы растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2006. Вып. 53. С. 54–100.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Вып. 49. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 172–212.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений: кариологический аспект // Кариология, кариосистематика и молекулярная систематика растений / Тез. докл. и стенд. сообщ. V Международн. совещ. и Школы молодых учен. по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений, Санкт-Петербург, 12–15 октября 2005 г. СПб., 2005. С. 95–97.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СОДЕРЖАНИИ ЗАКОНА ДИВЕРГЕНЦИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА

Сосков Ю.Д., Кочегина А.А.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

До сего времени диаграмма дивергенции Чарльза Дарвина в книге «Происхождение видов…» (Дарвин, 1939) продолжает привлекать внимание ученых разных специальностей. А.П. Хохряков (1990), основываясь на принципе дихотомических диаграмм кладистического метода систематики W. Henning (1950), обосновал закон дивергенции Дарвина, по которому каждый родительский таксон (класс, подкласс, порядок, семейство) разделяется (дивергирует) в процессе развития лишь на два соподчиненных таксона. Н.Н. Воронцов (2004, с. 40) воспроизводит в подлиннике и анализирует диаграмму дивергенции Дарвина. Ранее мы пришли к этому же выводу на уровне вида при анализе политипных видов, содержащих подвиды. Свойство образовывать только два подвида при дивергенции подтвердилось нами при монографическом изучении родов *Rhaponticum* и *Calligonum* (Сосков, 1956, 1963, 1989, 2007), видов *Trigonella foenum-graecum* L. (Сосков, Байрамов, 1990) и *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (Сосков, Синяков, 1990), при обработке 14 родов для «Флоры Таджикской ССР, 3–4 т.», анализе политипных видов у многолетних пустынных кормовых растений (Иванов и др., 1986) и монографий других авторов. Так, в монографии А.Г. Еленевского (1978) по роду *Veronica* L. из 30 политипных видов только 4, еще недостаточно изученных вида, как выражается сам автор, содержат более двух подвидов. Анализ, например, политипного вида *Veronica spicata* L. s.l. с 6 подвидами и *V. anagallis-aqvatica* L. с 5 подвидами показал, что несколько подвидов в объеме этих видов вероник не являются географическими расами, т. е. подвидами. Количество политипных видов невелико и колеблется в разных систематических группах в пределах 15–23% (Сосков, 1959, 1989; Цвелёв, 1976; Еленевский, 1978; Куваев, 2006 и др.) и, видимо, поддерживается естественным отбором в среднем на уровне 18%.

В то же время удалось отметить, что не на всех изученных нами уровнях таксонов проявляется закон дивергенции, а только на главных. Таксоны, разновидность, ряд и секция второстепенные и не подчиняются закону дивергенции. В пределах некоторых видов или подвидов (географических рас) отмечаются многочисленные экологические расы – экотипы или группы экотипов (Синская, 1948; Дзюбенко, Сосков, 2007 и др.), которые также не подчиняются этому закону.

Ч. Дарвин в известной диаграмме дивергенции рассматривал образование разновидностей у 11 стартующих видов (A, B, C, D, E, F, G, H, I, K, L) за период 10000 поколений. Через каждые 1000 поколений рассматриваются предполагаемые итоги расхождения признаков, выживания наиболее приспособленных крайних разновидностей и вымирания разновидностей, не выдержавших конкуренции. Прошли весь путь в 1000 поколений неизменными только два вида E и F. Виды A и I дали начало новым видам. Остальные виды вымерли. При тщательном анализе схемы дивергенции Дарвина у двух видов (A, I) обнаружены два типа разновидностей. Первый тип образующихся разновидностей представлен в виде многочисленных коротких пунктирных веточек, которые отмирают, не доходя до очередной отметки в 1000 поколений; второй тип разновидностей связан с дихотомическим ветвлением, представлен двумя ветвями, которые доходят, как правило, до очередной отметки в 1000 поколений с образованием двух новых видов. При этом у видов A и I дихотомия прерывалась в 52–72% случаев за счет отмирания одной из дивергирующих ветвей, которая располагалась между доминантными процветающими ветвями.

На диаграмме показано, что первый тип разновидностей на протяжении 10000 поколений 10 раз чередуется со вторым типом разновидностей. Наблюдается поочередная смена этих двух основных типов изменчивости. Первый тип разновидностей не дает начало новым видам, но, видимо, способствует расширению ареала и процветанию вида и тем самым подготавливает вид для дивергенции. В первом типе разновидностей четко просматриваются экотипы (Синская, 1948; Дзюбенко и др., 2007), а во втором типе – подвиды. Чередо-

вание же этих двух типов изменчивости (экотипов и подвидов) согласуется с законом А.Н. Северцова (1967) о чередовании главных направлений эволюционного процесса на высших таксономических уровнях у животных – идиоадаптаций и ароморфозов. А.Н. Северцов и Б.С. Матвеев (1967) неоднократно подчеркивали, что правило смены главных направлений эволюционного процесса должно проявляться и на более низких таксономических уровнях, таких как вид, род, семейство. Н.Н. Воронцов (2004) рассмотрел действие закона Северцова и на молекулярном уровне. По А.Л. Тахтаджян (1951) и А.И. Толмачеву (1951) у растений просматриваются также два главных направления прогрессивного развития – идиоадаптации, то же аллогенез и ароморфозы, то же арогенез (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Ч. Дарвин (1939) считал, что необязательно рассматривать итоги дивергенции за принятый им период 10 000 поколений. Это может быть и больший промежуток времени. На основе диаграммы дивергенции Дарвина нами составлена более понятная диаграмма (рисунок) за промежуток времени в 1,8 млн лет четвертичного периода (600 000 поколений) для многолетних растений, которые плодоносят с третьего года жизни (600 000 репродуктивных поколений × 3 года / поколение = 1 800 000 лет).

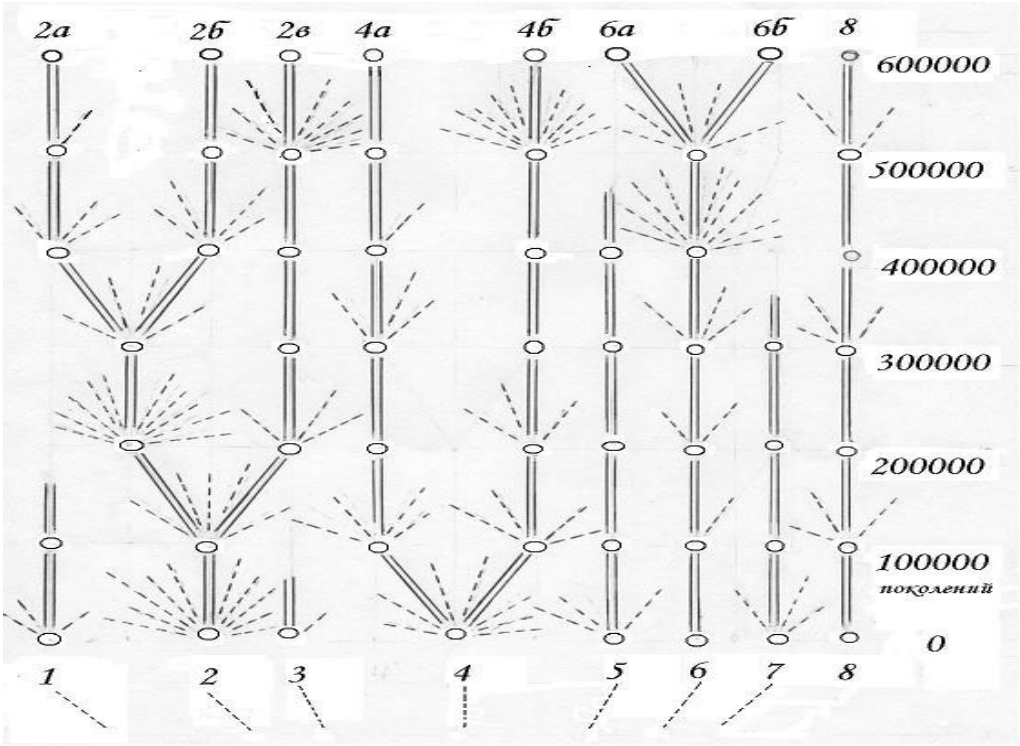


Диаграмма дивергентного развития видов рода «n» в четвертичный период за 600 000 поколений в соответствии с воззрениями Ч. Дарвина (1939) на дивергенцию, в нашем варианте, плодоношение с 3-го года жизни:

1–8 – виды рода «n» в стартовом состоянии 1,8 млн лет назад; ○ – виды рода «n» и их потомки через каждые 100 000 поколений; 2а, 2б, 2в, 4а, 4б, 6а, 6б, 8 – новый состав рода «n» через 600 000 поколений или 1,8 млн лет назад (600 000 поколений × 3 г. / поколение); пунктирные тонкие веточки – экотипы и группы экотипов (идеоадаптации); дихотомические разветвления – образование двух новых видов через подвиды, т. е. сама дивергенция по Ч. Дарвину (ароморфозы)

В секции или виде «n» 1,8 млн лет назад стартовали 8 видов (1–8). Итоги дивергенции рассматриваются через каждые 100 000 поколений. Вид 1-й закончил свое развитие и вымер не дойдя до второй отметки 200 000 поколений. Вид 2-й с многочисленными разновидностями (экотипами) подготовил базу для дивергенции и на первой отметке 100 000 поколений дивергировал, т. е. из шести разновидностей две оказались наиболее благоприятными для вида. Они сначала преобразовались в два подвида, и на второй отметке – в два новых вида: один из них с 11 разновидностями и другой – с 4. Первый из них на третьей отметке снова дивергировал через подвиды и преобразовался на четвертой отметке в два новых наиближайших вида, близкородственных к исходному виду. Вскоре оба вида (2а и 2б) финишировали на шестой отметке через 600 000 поколений. Вернемся ко второй дихотомической ветви 2-го вида на второй отметке, где мы оставили его с четырьмя разновидностями. Далее он равномерно развивался, успешно дошел до шестой отметки и образовал новый вид 2в. На предпоследней отметке 500 000 поколений он произвел девять разновидностей и надо полагать, что в ближайшем будущем геологическом времени, видимо, будет дивергировать. Таким образом, вид 2-й финишировал в виде трех новых видов (2а, 2б, 2в), которые могут

быть объединены в новый самостоятельный ряд (серию), а, может быть даже в новую секцию. Вид 3-й с двумя разновидностями не дошел до первой отметки и вымер. Вид 4-й сразу дивергировал на два вида, которые, не делясь, с небольшим количеством разновидностей, мало изменяясь, дошли до финиша в виде двух новых близкородственных видов (4а, 4б). Вид 5-й стартовал с четырьмя разновидностями, сразу потерял их и, не доходя пятой отметки, вымер. Вид 6-й постепенно набирал изменчивость, на четвертой отметке внезапно у него появилось много разновидностей, и уже на пятой отметке он преобразовался через подвиды в два новых близкородственных вида (6а, 6б). Вид 7-й вымер, не доходя до четвертой отметки. Вид 8-й мало изменчив, ни разу не дивергировал и достиг финиша, почти не меняясь (вид 8-й).

Л.Н. Гумилев (1989) в результате обобщения материалов о развития этносов мира за три тысячи лет, пришел к заключению, что новые близкородственные народы (этносы), по Семенову-Тян-Шанскому (1910) – национальности, возникают довольно быстро, всего за 300 лет, т. е. за 15 репродуктивных поколений (300 лет: 20 лет/поколение = 15 поколений), достигают апогея в своем развитии через 600 лет после зарождения и еще через 600 лет завершают развитие, проходя весь цикл в среднем за 1200 лет, или за 60 поколений (1200 : 20 = 60). Пока, за неимением других данных, мы можем ориентировочно принять срок жизни экотипа в среднем в пределах 1200 лет.

Таким образом, из диаграммы и выше приведенных данных видно, что экотип и подвид совершенно разные внутривидовые соподчиненные категории, различающиеся по продолжительности жизни, способам образования, устойчивости к факторам среды, роли в эволюционном процессе и по другим свойствам (Майр и др., 1956; Иванов и др., 1986; Дзюбенко и др., 2007; Сосков, 2007). Свойства подвидов связаны с законом дивергенции Дарвина, а свойства экотипов – с законом А.Н. Северцова.

Выводы

1. В диаграмме дивергенции Ч. Дарвина представлены два типа разновидностей. Многочисленные, коротко живущие разновидности, не дающие начало новым видам, являются экотипами или группами экотипов (экологические расы), а дихотомически ветвящиеся, длительно живущие, дающие начало новым видам, являются подвидами (географические расы).

2. Закон дивергенции Ч. Дарвина проявляется не на всех таксономических уровнях, как это рассматривает А.П. Хохряков, а только на главных, какими являются изученные нами материалы на уровнях подвида и вида.

3. В диаграмме дивергенции видов Ч. Дарвина четко просматриваются два закона – закон дивергенции Дарвина и закон А.Н. Северцова о чередовании главных направлений эволюции – идеоадаптации (аллогенез) и ароморфозы (арогенез).

Литература

Воронцов Н.Н. Эволюция, видообразование, система органического мира. Избр. тр. М., 2004. 365 с.

Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1989. 496 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. М.; Л., 1939. 831 с.

Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусаинов С.Х. Экотипы вида *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тез. докл. 2-й Вавиловской конф. СПб., 2007. С. 21–23.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., 1978. 259 с.

Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. Алма-Ата, 1986. 220 с.

Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.

Майр Э., Линсли Г., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956. 352 с.

Матвеев Б.С. Значение воззрений А.Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии // А.Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967. С. 140–172.

Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса: Морфологическая теория эволюции. Изд. 3-е. М., 1967. 202 с.

Семенов-Тян-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений // Зап. СПб. Академии наук. Сер. 8. 1910. Т. 25. № 1. С. 1–29.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.,1948. 526 с.

Сосков Ю.Д. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботан. материалы Гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 396–407.

Сосков Ю.Д. Род Рапонтикум – *Rhaponticum* Adans. // Флора СССР. 1963. Т. 28. С. 308–322.

Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. – Жузгун (систематика, география, эволюция): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 34 с.

Сосков Ю.Д. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L. // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тез. докл. 2-й Вавиловской междунар. конф. СПб., 2007.С. 196–198.

Сосков Ю.Д., Байрамов С.С. Подвиды пажитника сенного // Научно-техн. бюлл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 23–26.

Сосков Ю.Д., Синяков А.А. Подвиды костреца безостого // Научно-техн. бюлл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 10–13.

Тахтаджян А.Л. Пути приспособительной эволюции растений // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 231–237.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с.

Толмачев А.И. О приложении учения А.Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений // Бот. журн. 1951. Т. 36. № 3. С. 225–230.

Хохряков А.П. Система двудольных на основе закона дивергенции // Бюл. Моск. общества испытателей природы. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 87–103.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Henning W. Grundzuge einer Theorie der Phyloginet. Systematic. Berlin, 1950. 370 s.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА *PULSATILA* (MILL.) (*RANUNCULACEAE*) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Сушенцов О.Е.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

В настоящее время все больше внимания уделяется проблемам сохранения и восстановления биологического разнообразия, в то же время информация о разнообразии и структуре популяций многих видов отсутствует или недостаточна. В связи с этим нами была изучена изменчивость и структура популяций рода *Pulsatilla* в Уральском регионе. Специальных работ по уральским популяциям прострелов до сих пор не проводилось, и различные авторы приводили для региона от 2 до 4 видов. Кроме того, для секции *Patentes* Aichele et Schweg., к которой относится большинство приписываемых Уральскому региону видов прострелов, до настоящего времени не решен вопрос с таксономией. Подавляющее большинство авторов разделяют секцию на 5–7 видов, однако ряд авторов отвергает разделение секции на виды и воспринимает секцию *Patentes* как единый полиморфный вид *P. patens* s.l.

Для решения вопроса о видовом составе прострелов на Урале и сбора сведений о правомерности разделения секции *Patentes* на виды нами была изучена изменчивость шести признаков, имеющих систематическое значение: окраска цветка, число зубцов на листе, ширина конечной дольки листа, наличие черешочков центральной доли, наличие черешочков боковых долей и форма листа. Форма листа определялась как отношение периметра эквивалентного по площади круга к периметру листа и характеризует степень рассеченности листа.

В ходе проведения исследований нами были обнаружены только два вида прострелов: *P. patens* (L.) Mill. s.str. и *P. uralensis* (Zamels) Tzvel. Кроме популяций этих двух видов были обнаружены популяции, переходные между ними (рис. 1), которые нельзя было идентифицировать с каким-либо видом. Переходные популяции располагались полосой по границе между «чистыми» видами примерно по линии Карталы – Магнитогорск – Сатка (рис. 2).

Между видами наблюдались значимые различия по признакам: окраска цветка, число зубцов на листе, фактор формы листа, ширина конечной дольки листа, в то же время диапазоны значений признаков у разных видов значительно перекрывались. Переходные популяции по отдельным признакам не отличаются от *P. patens*, и значимо отличаются от *P. uralensis* (табл.).

Значения признаков различных видов прострелов

Характеристика	*P. patens*	Переходные популяции	*P. uralensis*
Окраска цветка			
	синяя	синяя, желтая, белая, розовая	желтая
Число зубцов на листе			
Среднее	22,4±0,29	23,8 ± 0,42	33,4 ± 0,73
Доверительный интервал	21,8–23,0	22,9–24,6	31,9–34,8
Медиана	21,3	23,0	31,6
Пределы	13,5–43,5	14,0–39,5	15,5–64,7
Квартили	18,4–25,0	20,0–26,7	27,8–39,0
Ширина конечной дольки листа			
Среднее	0,36 ± 0,005	0,37 ± 0,007	0,28 ± 0,007
Доверительный интервал	0,35–0,37	0,35–0,38	0,27–0,29
Медиана	0,36	0,36	0,28
Пределы	0,17–0,82	0,18–0,73	0,14–0,57
Квартили	0,30–0,42	0,31–0,42	0,22–0, 33
Форма листа			
Среднее	0,20 ± 0,001	0,19 ± 0,002	0,16 ± 0,002
Доверительный интервал	0,19–0,20	0,18–0,20	0,16–0,17
Медиана	0,20	0,19	0,16
Пределы	0,13–0,28	0,13–0,31	0,10–0,25
Квартили	0,18–0,21	0,17–0,20	0,14–0,18
Кол-во растений с черешочком центральной доли			
	8–77%	4–83%	23–100%
Кол-во растений с черешочками боковых долей			
	0–40%	0–50%	5–85%
Объем выборки	332	147	140

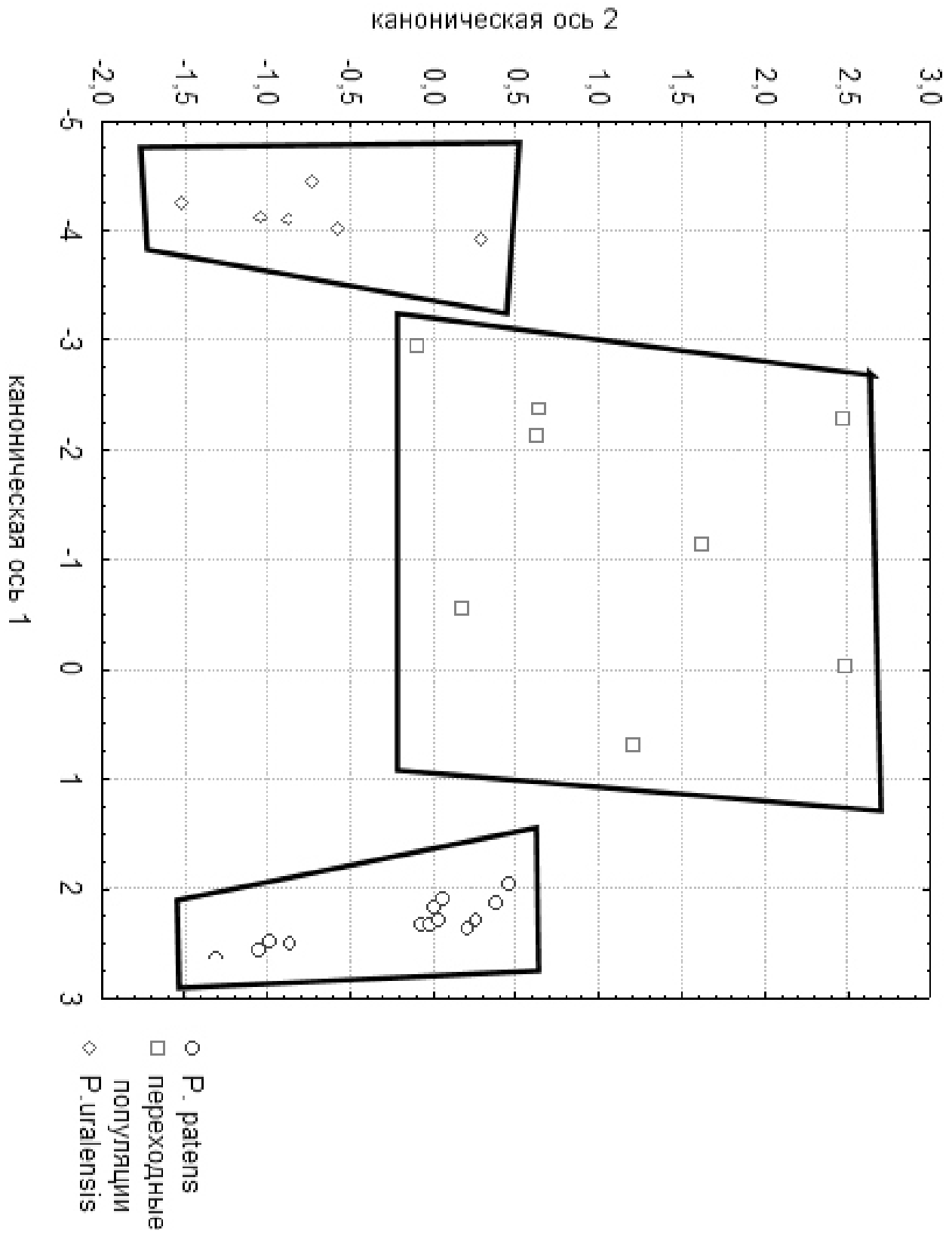


Рис. 1. Положение центроидов популяций в пространстве канонических осей

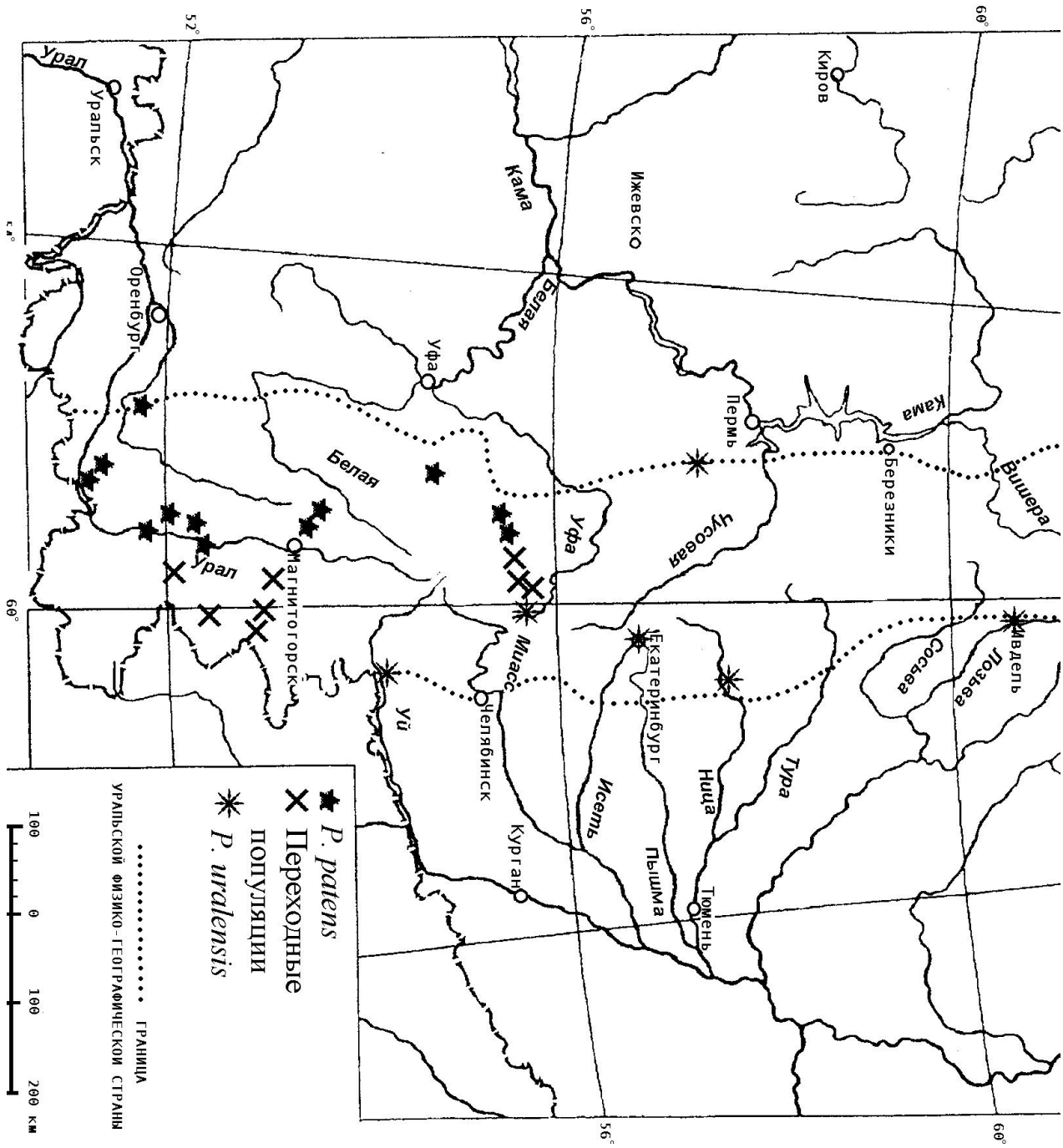


Рис. 2. Расположение популяций различных видов

Кроме того, было обнаружено, что популяции каждого вида неоднородны и распадаются на группы популяций.

Так *P. patens* содержит три группы популяций: южная, располагающаяся в южной части Южного Урала на территории Оренбургской области, отличающаяся более узкой долей листа; восточная, располагающаяся на восточном макросклоне центральной части Южного Урала в Челябинской области и восточной части республики Башкортостан; и северо-западная, произрастающая на западном макросклоне северной части Южного Урала на территории республики Башкортостан и в западных частях Челябинской области и отличающаяся более высоким числом зубцов на листе.

Переходные популяции разделяются на две группы популяций: южная, произрастающая в центральной части Южного Урала на территории Челябинской области, и северная, произрастающая в северной части

Южного Урала на границе Челябинской области и республики Башкортостан. Значимые различия между группами популяций наблюдаются для всех форм по окраске цветка.

P. uralensis также разделяется на две группы популяций, значимо различающиеся по признакам ширина конечной дольки и форма листа, однако в связи с меньшим числом исследованных популяций определить распространение каждой из групп популяций не удалось.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ проект № 07-04-96102-р_урал_а.

ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ ОРХИДНЫХ ЛАОСА, КАМБОДЖИ И ВЬЕТНАМА: РОД *ACAMPE* LINDL. (*ORCHIDACEAE* JUSS.)

Телепова-Тексье М.Н. [1, 2]

[1] *Санкт-Петербург, Ботанический Институт им. В.Л. Комарова РАН*
[2] *Франция, Париж, Национальный Музей Естественной Истории*

Род *Acampe* Lindl. (1853) небольшой, к нему относят в настоящее время всего 5 видов, встречающихся в основном на юге Азии: от Индии до Китая. Но один его вид, а именно *Acampe rigida* (Buch.-Ham. ex Sm.) P.F. Hunt. (типовой вид рода), присутствует также в Малазии и в Африке (Мадагаскар). Сначала этот вид был отнесен к роду *Aerides* Lour. и описан как *A. rigida* Buch.-Ham. ex J.E. Smith (1819 г.), но вскоре был перенен в род *Vanda* Jons.: *Vanda multiflora* Lindl. (1826). Затем довольно долго он назывался *Saccolabium longifolium* Hook. f. (1890), но вновь оказался в роде *Vanda* под именем *Vanda viminea* Guillaumin (1943). В Малазии этот вид был описан как *Acampe longifolia* Holttum (1964), и наконец в 1970 г. он стал называться *Acampe rigida* (Buch.-Ham. ex Sm.) P.F. Hunt. Как следует из этого списка, внешний вид *A. rigida* соответствует целому ряду видов из п/сем. *Vandoideae*. Крупные утолщенные листья *A. rigida* (4–6 × 30–35 см) расположены двурядно, темно-зеленые на внешней поверхности, они сложены пополам у основания, а на верхушке асимметрично двулопастные. Стебель наростает моноподиально до 1–2 м в длину, а в основании прямостоящего растения образуется поросль, что создает впечатление зарослей или куртин. Растения *A. rigida* – кустарниковидные травы, одревесневающие в основании. Все остальные виды рода не столь крупные растения, они не превышают 20–30 см в длину. *A. altissima*, *A. praemorsa* и *A. ochracea* – эпифиты, которые обитают на боковых ветвях невысоких деревьев в горах, иногда около воды. Листья у них намного меньше (2–2,5 × 10–15 см). В пазухе листа поочередно формируются либо зеленые, воздушные корни, либо соцветия. Соцветия расположены вертикально, цветы собраны в простую или ветвящуюся головковидную кисть (либо щиток). Окраска цветков желто-зеленая, с пурпурными полосами и пятнами нерегулярной формы, за исключением белоснежной губы. Лепестки жесткие, слегка вогнутые, овальные с заострением на верхушке, а губа, наоборот, слегка выгнута и торчит как язычок. Цветок у всех видов рода без ресупинации. Это и отличает, в первую очередь, *Acampe* от родов *Aerides* и *Vanda*. Кроме того, цветок *Acampe* имеет в основании эпихилия губы (у входа в шпорец) поперечный мясистый валик или отчетливый бугорок, что, правда, характерно и для рода *Smitinandia* Holttum (1969). Наиболее четким морфологическим критерием рода надо полагать наличие опушения внутри шпорца. Именно по этому признаку виды неоднородны. Других морфологических критериев рода *Acampe* до сих пор не было предложено. Так же как пока никем не была предпринята попытка ревизии рода *Acampe*, хотя присутствие отчетливых различий у собранных образцов позволило нам описать новый вид *Acampe altissima* Telepova, встречающийся в горах Лаоса и Камбоджи (Telepova-Texier, 2008).

После экспедиции 2003 г. в Камбоджу мы проводили ревизию гербарных экземпляров орхидных *Vandoideae* для флоры Лаоса, Камбоджи и Вьетнама (LE, MPU, P). У изученных нами образцов *A. rigida* мы обнаружили гетерогенность в структуре и длине их соцветий в зависимости от места произрастания: 5 см дл. (Азия, Индокитай) и 20–25 см дл. (Малазия, Мадагаскар). Однако у этих двух различных по географии рас необходимо провести еще дополнительное сравнение морфологии цветка.

Другой вид рода, *A. praemorsa* (Roxb.) Blatt. & McCann (1932), в гербарных коллекциях очень часто встречался под названием *Saccolabium papillosum* Lindl. (Gagnepain, Guillaumin, 1934) или *Acampe papillosa* (Lindl.) Lindl. (Seidenfaden, 1992; Averianov, Averianova, 2003; Telepova-Texier, 2005). Надо отметить, что образцы оказались необычно разрозненными, часто на гербарном листе присутствуют либо цветы, либо плоды. Поэтому наряду с изучением гербарного материала мы проводили в течение четырех лет наблюдение за цветущими экземплярами *Acampe* в оранжереях (Национальный Музей Естественной Истории и Ботанический сад Сената г. Парижа). Проведенное с помощью сканирующей электронной микроскопии сравнение результатов обследования показало эффективность такого подхода. Мы предложили ряд микроморфологических признаков (папиллы и волоски губы; форма и размер пыльника и локализация устьиц на поверхности оперкулума; структура поллинария), которые позволили дополнить оригинальные диагнозы *A. praemorsa* и *A. rigida*. Пыльник *Acampe* сердцевидный; оперкулум относительно плоский, с треугольным килем; устьица оперкулума расположенны в основ-

ном вдоль ср. жилки на его дорзальной стороне (это сближает его со структурой типичной листовой пластинки). Однако число устьиц и их локализация меняются в зависимости от вида. Наличие подобных постоянно открытых устьиц на оперкулуме было нами впервые отмечено у видов рода *Aerides* (Telepova, 2007). Колонка цветка *Acampe* высокая, а ростеллум вытянут и нависает над широкоовальным рыльцем. Пыльник, содержащий под оперкулумом поллинарий с двумя парами поллиниев на апикальном конце тегулы, раскрывается щелью в своей базальной части. Здесь-то и находится на конце ростеллума висцидий. У *Acampe* каждый из 4-х поллиниев прикрепляется своей короткой каудикулой к тегуле, которая в два раза длиннее и в четыре раза уже диаметра поллиниев, а висцидий имеет форму эллипса. Таким образом, весь этот ансамбль структур формирует морфологию поллинария, специализированного комплекса, который позволяет опылителям успешно переносить пыльцу с одного цветка на другой, и избежать самоопыления. Опылители *Acampe* не известны, а структура пыльника и поллинария в деталях различна у каждого из видов (Telepova-Texier, 2008). Мы предложили использовать их микроморфологические признаки для систематических целей, и ряд из них включили в ключ для определения видов рода *Acampe* Lindl. Очень жаль, что у нас отсутствовал материал для сравнения плодов у всех изученных видов. Очевидно, что количество ребер, обычно равное 6, не варьирует, но длина и ширина коробочки отличается, так же как и расположение плодоножек на зрелом побеге.

Ключ для определения видов рода *Acampe* Lindl.

1. Листья 4–6 см шир.; цветок крупный (2 х 3 см); губа короче др. листочков околоцветника, шпорец очень короткий и открытый, на его внутренней поверхности видны длинные волоски; поверхность эпихилия шероховатая благодаря микроскопическим волоскам ..... *A. rigida*

1+ Листья 2-2,5 см шир.; диаметр цветка равен или меньше 1,5 см 2

2. Длина соцветия (2–6 см) намного короче длины листа (12–17 см) 3

2+ Длина ветвистотго соцветия (10–13 см) почти равна длине листа 4

3. Соцветие щиток из 8–12 цветков; вся поверхность эпихилия губы с папиллами; волоски внутри шпорца разной длины; оперкулум чашевидный, устьица расположены только вдоль центральной жилки ..... *A. praemorsa*

3+ Соцветие короткая кисть из 5–6 цветков; на эпихилии губы папиллы лишь в центре; все волоски внутри шпорца одинаковые; оперкулум уплощенный, с двойным бортом по краю которого расположены устьица ..... *A. altissima*

4. Соцветие с редкими ветвлениями; цветок около 1,2 х 1,5 см ..... *A. ochracea*

4+ Многочисленные белые цветки мелкие (около 0,5 х 0,7 см); срединный листочек околоцветника почти не развит (1 мм дл.), зато прицветники почти 1 см дл.; внутри цилиндрического шпорца редкие волоски ..... *A. bidupense*.

Автор благодарит Гербарий и Общество друзей Национального Музея Естественной Истории г. Парижа за частичное финансирование расходов экспедиции 2003 г. в Камбоджу.

Литература

Averianov L.V., Averianova A.L. Updated checklist of the orchids of Vietnam. 2003. Hanoi, 102 p.

Gagnepain F., Guillaumin A. Orchidaceae et *Apostasiaceae*. 1934. In: Lecomte M. H., Humbert H. (eds.), Flore Generale de l'Indochine. Vol. 6. Paris.

Seidenfaden G. The orchid of Indochina. 1992. *Opera Botanica.* N114. 502 p.

Telepova-Texier M. Evolution of pollinaria structure in Cambodian orchids. 2005. *18th Wold Orchid Conference*, Dijon-France, Naturalia, 485–487.

Telepova M. Anther structure of *Aerides* (*Orchidaceae*). 2007. Вестн. ТвГУ, сер. Биология и Экология. N 8 (36): 153–155.

Telepova-Texier M. Contribution à l'étude des *Orchidaceae* du Laos et du Cambodge: une nouvelle espece dans le genre *Acampe* Lindl. 2008. Adansonia, 30 (в печати).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА АМУРСКИХ ВИДОВ РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*)

Цыренова Д.Ю.

Хабаровск, ГОУ ВПО «Дальневосточный государственный гуманитарный университет»

В результате многолетнего изучения систематики и географического распространения гераней (*Geranium* L.) бассейна Амура (включая его российскую, китайскую и монгольскую части) установлен видовой состав и уточнено положение видов в системе рода. Выявлен 21 вид; они рассматриваются нами в 8 секциях и 2 подсекциях. Все виды – из типового подрода. Два других подрода – *Erodioideae* (Picard) Yeo и *Robertium* (Picard) Rouy – в бассейн Амура не проникают. Представляем систему амурских представителей *Geranium.*

Gen. *G e r a n i u m* L., 1753, Sp. Pl.: 676; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 306.
Subgen. *Geranium.*
Sect. 1. *Geranium.*

1. *G. krylovii* Tzvel., 1993 – *G. sylvaticum* L. var. *albiflorum* Kryl., 1881
2. *G. pseudosibiricum* J. Mayer, 1786

Sect. 2. *Eriantha* Novosselova
Subsect. 1. *Beringica* Tzyren., 2006

3. *G. erianthum* DC., 1824
4. *G. orientale* (Maxim.) Freyn, 1902 – *G. eriostemon* Fisch. var. *orientale* Maxim., 1880
5. *G. elatum* (Maxim.) Knuth, 1912 – *G. erianthum* DC. var. *elatum* Maxim., 1859

Subsect. 2. *Nemoralea* Tzyren., 2006

6. *G. eriostemon* Fisch. ex DC., 1824

Sect. 3. *Recurvata* (Knuth) Novosselova, 1999
– *Geranium* L. sect. *Sylvatica* Knuth subsect. *Recurvata* Knuth, 1912

7. *G. pratense* L., 1753
8. *G. transbaicalicum* Serg., 1934

Sect. 4. *Palustria* Knuth,
1912, quoad subsect. *Eupalustria,* excl. subsect. *Collina.*

9. *G. wlassowianum* Fisch. ex Link, 1822
10. *G. maximowiczii* Regel et Maack, 1861 – *G. wlassovianum* f. *setosopilosa* Maxim., 1859
11. *G. koreanum* Kom., 1901

Sect. 5. *Sobolifera* Novosselova, 1999

12. *G. soboliferum* Kom., 1901
13. *G. sieboldii* Maxim., 1880 – *G. pseudosibiricum* J.Mayer var. *grandiflorum* Regel, 1861 – *G. pseudosibiricum* J.Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.

Sect. 6. *Dahurica* Tzyren., 2006

14. *G. dahuricum* DC., 1824 – *G. pseudosibiricum* J.Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.
15. *G. paishanense* Y. L. Chang, 1977 – *G. dahuricum* DC. var. *paishanense* (Y. L. Chang) C. C. Huang & L. R. Xu, 1998
16. *G. ussuriense* Tzyren., 2006 – *G. pseudosibiricum* J.Mayer var. *striatum* Regel, 1861, p.p.
17. *G. probatovae* Tzyren., 2007
18. *G. pissjaukovae* Tzyren., 2007

Sect. 7. *Sibirica* Knuth, 1912

19. *G. sibiricum* L., 1753
20. *G. amurense* Tzyren., 2006

Sect. 8. *Orientalia* (Tzyren.) Novosselova, 1999
– *Geranium* sect. *Striata* Knuth subsect. *Orientalia* Tzyren., 1985

21. *G. wilfordii* Maxim., 1880Филогения амурских гераней нами трактуются на основании сравнительного анатомо-морфологического и кариологического исследования, также анализа эколого-ценотического и географического распространения видов. Исследования показали, что герани бассейна Амура представляют собой естественную монофилетическую группу рода. Они все – полурозеточные кистекорневые поликарпики, имеют одинаковое строение и способ растрескивания плода (мерикарпии своими загнутыми кверху длинными остями в виде канделябров висят в верхней части колонки плода; семена удерживаются в них от преждевременного рассеивания щетинистыми волосками). Кроме того, результаты нашей совместной обработки полученных данных по числам хромосом (Пробатова и др., 2006), а также известные ранее данные показали, что большинство видов гераней бассейна Амура тетраплоиды (4x), лишь у *G. wlassowianum* 2 уровня плоидности (4x и 8x).

Мы обозначили три филетические линии амурских гераней с отчетливо выраженными комплексами адаптивных морфологических и анатомических признаков (табл.).

Нам представляется, что таксоны, принадлежащие к одной линии, эволюционируют, по всей вероятности, с одинаковой скоростью и находятся на одинаковом уровне эволюционного развития, образуя как бы горизонтальный пласт на филогенетическом древе рода. Таких горизонтальных пластов на древе амурских гераней соответственно три, последовательно ответвляющихся. Виды из секций *Eriantha, Geranium* и *Recurvata* имеют наиболее раннюю историю на территории бассейна Амура. Из типовой секции здесь распространены два вида южно-сибирского происхождения – *G. krylovii* и *G. pseudosibiricum*. Евро-сибирский вид *G. pratense* и южно-сибирский *G. transbaicalicum* из секции *Recurvata* доходят с запада до лесостепных районов бассейна. Третья секция из этого родства – секция *Eriantha* – является самобытной восточноазиатской. В ней мы выделяем два звена (Цыренова, 2006). Одно из них – подсекция *Beringica* (*G. erianthum*, *G. elatum*, *G. orientale*) –

связано с растительностью Бореальной флористической области; второе из них – подсекция *Nemoralia* (*G. eriostemon*) – с Восточноазиатской флористической областью. Виды берингийской подсекции более микротермны и приурочены к зоне таежных лесов бассейна Амура. За пределами бассейна Амура два вида берингийской подсекции – *G. erianthum* и *G. orientale* – распространены в Якутии и в северном Забайкалье. Лишь один из видов – *G. elatum* – строго приурочен к территории Нижнего Амура. Единственный представитель неморальной подсекции – *G. eriostemon* – отличается значительной макротермностью и не распространяется выше южной границы залегания многолетнемерзлотных почв по долине реки Амур. Вид приурочен к неморальным формациям бассейна.

I	Виды	Секция	Морфологические признаки	Анатомические признаки
	G. erianthum *G. eriostemon* *G. orientale* *G. elatum*	*Eriantha*	Многолетние травы, очередные стеблевые листья, крупные цветки, верхушечные соцветия (плейохазий и дихазий), цветоносы всегда двухцветковые	Пучки черешка соединены сплошным однородным кольцом склеренхимы; в междоузлиях стебля имеется один круг пучков; узлы трехлакунные трехпучковые с медленным образованием сложных пучков в стеле; в околоплоднике под пучком имеются хорошо развитые волокна (3–4 ряда).
	G. krylovii *G. pseudosibiricum*	*Geranium*		
	G. pratense *G. transbaicalicum*	*Recurvata*		
II	*G. wlassowianum G. maximowiczii*	*Palustria*	Многолетние травы, супротивные листья, крупные цветки, пазушные одиночные соцветия (монохазий), цветоносы всегда двухцветковые	Пучки черешка соединены неоднородным кольцом склеренхимы, в междоузлиях стебля имеется два круга пучков, узлы четырехлакунные шестипучковые с общими лакунами для боковых пучков от двух супротивных листьев и с быстрым образованием сложных пучков в стеле, в околоплоднике волокна под пучком менее развиты (2–3 ряда).
	G. soboliferum *G. sieboldii*	*Sobolifera*		
	G. dahuricum	*Dahurica*		
III	*G. sibiricum*	*Sibirica*	Малолетние травы, супротивные листья, мелкие цветки, пазушные одиночные соцветия (монохазий), цветоносы одно-двухцветковые	пучки черешка разобщенные, в междоузлиях стебля имеется два круга пучков, узлы четырехлакунные шестипучковые с общими лакунами для боковых пучков от двух супротивных листьев и с быстрым образованием сложных пучков в стеле, в околоплоднике под пучками нет волокон.

Виды из секций *Palustria, Sobolifera* и *Dahurica* в бассейне Амура – более поздние образования, чем вышеназванные таксоны. В пределах древнесредиземноморской секции *Palustria* ее восточноазиатские представители – *G. wlassowianum*, *G. maximowiczii* по морфологии и ареалу достаточно разобщены от западных представителей. Родственные связи между восточными притихоокеанскими и западными приатлантическими видами данной секции можно провести, вероятно, через общего голарктического предка. Две другие секции – секция *Sobolifera* (*G. soboliferum*, *G. sieboldii*) и секция *Dahurica* (*G. dahuricum*, *G. ussuriense*, *G. probatovae, G. pissjaukovae, G. paishanense*) – специфичны для бассейна Амура (Новоселова, 1999; Цыренова, 2006). У гераней этого морфологического типа наблюдается удлинение надземного побега с многократно повторяющимися метамерами из супротивных листьев с одним пазушным цветоносом. Грандизация жизненной формы видов, по-видимому, произошла в связи с произрастанием в составе высокотравья так называемых восточноазиатских прерий бассейна Амура. Герани данного структурного типа теплолюбивы. Предпочитают либо зональные лесостепные группировки, либо азональные лугово-разнотравные и травяно-болотные сообщества в пределах зоны хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

Наконец, виды из секций *Sibirica* (*G. sibiricum, G. amurense*) и *Orientalia* (*G. wilfordii*). Главная черта их – это произрастание в нарушенных антропогенных экотопах. Они сходны с геранями интразональных и лесостепных формаций по морфологии, однако отличаются мелкими цветками и слабой склерификацией тканей, а также укорочением жизненного цикла монокарпических побегов. Мелкоцветковость и малолетность гераней, по нашему мнению, высокоспециализированные признаки в роде. Обширный евразиатский ареал имеет *G. sibiricum*. В процессе изучения гербарного материала по этому виду, у нас сложилось мнение о неоднородности вида в разных частях (дальневосточной, сибирской и европейской) своего ареала. Дальневосточную расу мы описали в качестве нового вида – *G. amurense* (Цыренова, 2006). Маньчжурско-корее-японский вид *G. wilfordi* приурочен к долинным

широколиственным леса южной части Уссурийского флористического района ДВР. Северная и северо-западная границы ареала вида лежат по долине реки Амур. Вид так же, как и мелкоцветковые герани, проявляет апофитные тенденции.

Литература

Новоселова М.С. Семейство *Geraniaceae* во флоре российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 127–136.

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Шатохина А.В. и др. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 785–804.

Цыренова Д.Ю. Сем. Гераневые – *Geraniaceae* // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8 (1985–1996 гг.). Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 187–190.

Цыренова Д.Ю. Новый вид рода *Geranium* (*Geraniaceae*) с территории бассейна Амура // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 108–110.

ВОЗМОЖНАЯ ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО ДАННЫМ СОВРЕМЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

Чупов В.С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В течение ряда лет нами исследовалась морфология, систематика, филогения, а также макромолекулярные процессы в большой группе таксонов однодольных растений. На первых этапах исследования на основе использования максимально возможного количества данных: морфологических, географических, палинологических, эмбриологических и др., дополненных серологическим исследованием, была построена система рассматриваемых таксонов. Анализ уровней эволюционного развития признаков позволил построить схему филогенетических отношений таксонов (Чупов, 1994). Серологические данные, интерпретированные как показания «молекулярных эволюционных часов», дали возможность реконструировать предположительный эволюционный процесс (Чупов, 2001, 2002).

Оказалось, что таксоны рассматриваемых филогенетических линий принадлежат к двум эволюционным типам. Большинство из них относятся к стазисным группам, в которых эволюционные преобразования если и идут, то идут чрезвычайно медленно. Можно думать, что они доносят до нашего времени то, или близкое к тому состояние признаков, которое они получили к моменту своего возникновения. Данные молекулярного исследования этих таксонов хорошо согласуются с результатами морфологических обработок. Другую группу составляют таксоны, названные нами скрытородственными (криптаффинными). Они характеризуются весьма своеобразным соотношением морфологических и молекулярных данных. По основной массе признаков фенотипа эти таксоны могут быть отнесены к стазисной группе предков. Однако данные, касающиеся строения макромолекул, будь то серологические материалы, касающиеся строения белков семян или пыльцы, или материалы секвенирования различных участков ДНК, показывают, что эти таксоны могут принадлежать группе потомков, фенотипически совершенно с ними не сходных. Такими криптаффинными таксонами явились: роды *Medeola* и *Scoliopus* по отношению к сем. *Liliaceae* s. str., *Camassia* и *Hosta* по отношению к сем. *Agavaceae, Hemerocallis* и *Simethis,* по отношению к *Phormiaceae, Convallaria* по отношению к сем. *Ruscaceae* (Чупов и др., 2007).

Серологическими данными, касающимися криптаффинных таксонов, можно было бы пренебречь, посчитав их «асистематическими». Однако детальный анализ показал присутствие в строении криптаффинных таксонов некоторых черт, которые можно было рассматривать как начальные стадии эволюционных преобразований, приводящих впоследствии к становлению фенотипа групп потомков. Так в роде *Hosta* присутствует специфический 60-хромосомный бимодальный кариотип, свойственный всему семейства *Agavaceae.* Род *Simethis* характеризуется трихотомсулькатной пыльцой, а род *Hemerocallis* – ветвистыми септальными нектарниками – оба признака присутствуют у представителей семейства *Phormiaceae* и т. д. В дальнейшем оказалось, что выводы о генетической близости несходных внешне таксонов подтверждаются результатами секвенирования различных участков ядерной и пластидной ДНК (см. напр. APG, 2003). Поэтому более продуктивным было не отказываться от данных, касающихся криптаффинных таксонов, а попытаться построить эволюционную гипотезу, учитывающую их существование.

Согласно этой гипотезе в каждой точке филиации (бифуркации) возникают две филогенетические ветви, не равные по эволюционным потенциям. Одна из этих ветвей оказывается эволюционно стазисной,

другая – эволюционно активной. Эволюционно стазисные ветви формируют более или менее широкие группы морфологически сходных таксонов. Объем их коррелирует с положением на филогенетической ветви. Более древние по данным молекулярных исследований таксоны, обладающие и более примитивным набором признаков, содержат роды с небольшим количеством видов – от единиц до нескольких десятков. Молодые стазисные группы содержат роды, насчитывающие по нескольку сотен видов (Чупов. 2004). Это явление не следует связывать исключительно с процессами вымирания, так как возраст тех и других таксонов, отсчитываемый от точки филиации, один и тот же.

Между группами стазисных таксонов, связывая их в филогенетическом плане, располагаются моно- или олиготипные криптаффинные таксоны. По уровню эволюционной продвинутости, а часто и морфологически эти таксоны сходны со своей предковой группой, но макромолекулярные данные указывают на их отношение к филогенетической ветви потомков, которые ответвляются от нее где-то посередине, или в верхней трети ее длины (Чупов, 2002). Следовательно, основная масса морфологических преобразований, характеризующих таксоны ранга семейства или выше семейственного уровня, происходят за сравнительно короткие промежутки времени, за которые в стазисных группах происходит не более, чем родовая дифференциация.

Подобная модель филогенеза сделала необходимой выделение двух типов филогенетических таксонов. Мы предложили назвать таксоны стазисных ветвей группой *PLATO* (от лат. плоский, широкий, сокращенно – *P*-таксоны). Цепочки криптаффинных таксонов эволюционно активных ветвей, связывающие в филогенезе последовательно развивающиеся во времени группы *P*- таксонов, были обозначены как *VIA* (от лат. путь, сокращенно – *V*-таксоны) (Чупов, 2007).

Следующим этапом работы стало изучение мутационного процесса в участке ITS1-5,8S-ITSII rDNA. Оказалось, что в рДНК таксонов в *длинных филогенетических ветвях* покрытосеменных растений, к которым мы относим ветви, содержащие последовательно расположенные *P*- и *V*-таксоны, происходит направленное увеличение содержания остатков цитозина и гуанина, рост количества мутационно и регуляторно активных CpG и CpNpG последовательностей, увеличение общей длины гомонуклеотидных цитозиновых и гуаниновых (CC, CCC, GGGG и т. д.) и динуклеотидных поли-CG треков. При этом изменение нуклеотидного состава не распределено равномерно по таксонам всей филогенетической линии и даже преобладающие направления мураций в *P*- и *V*-таксонах различны. Для рибосомной ДНК *P*-таксонов характерна медленная потеря цитозина в CpG и CpNpG последовательностях. Возрастание же количества цитозиновых остатков и CpG и CpNpG последовательностей приурочено к криптаффинным и пред-криптаффинным таксонам и, по всей видимости, связано с включением в работу репликаз, «работающих с ошибками», обычно участвующих в процессах репарации ДНК (Chupov et al., 2006; Чупов и др., 2007).

Позднее аналогичные изменения ДНК рибосомного кластера были обнаружены нами и в других филогенетических линиях однодольных и двудольных растений, а также на зоологическом материале. Правда, у хордовых уже на уровне ланцетника устанавливается достаточно высоко продвинутая структура динуклеотидного состава рассматриваемого участка ДНК, которая вплоть до человека и хищных изменяется гораздо меньше, чем в отрядах насекомых или порядках цветковых растений. Вероятно, это связано с меньшей стойкостью систем жизнеобеспечения высоко организованных животных по отношению к мутационным преобразованиям.

Интересно отметить, что среди всех рассмотренных нами хордовых, резко отличный состав рибосомной ДНК обнаруживается в такой весьма специфической группе, какой является партеногенетическая группа ящериц рода *Darevskia*. А у растений определенная специфичность наблюдается у представителей сем. *Orchidaceae* и, в меньшей степени, в роде *Euphorbia,* также имеющих нестандартную морфологию и физиологию. Все это может говорить о полифункциональности спейсерных участков рДНК, не ограничиваемой только задачей разделения генов разных субъединиц рибосомы.

В свете приведенных фактов общий ход макроэволюционного процесса в длинных филогенетических ветвях у покрытосеменных растений выглядит следующим образом: основная масса таксонов относится к стазисной, как правило, не способной к дальнейшим макроэволюционным преобразованиям группе (есть исключения, напр. сем. *Iridaceae*, Чупов, 2001). Это таксоны *PLATO* – *P*-таксоны. Фенотипы таксонов этой группы достаточно сходны между собой, и установление их систематической принадлежности не вызывает особых затруднений. В мутационном процессе в рибосомной ДНК преобладают замены цитозина на тимин. Процесс этот не высокой интенсивности и не перекрывает в ряду последовательных эволюционных сальтаций общего увеличения количества цитозина и CpG и CpNpG последовательностей. Под влиянием некоторого фактора в редких таксонах, являющихся предками современных криптаффинных видов, начинается более энергичный мутационный процесс, сопровождающийся увеличением количества остатков цитозина и гуанина и CpG и CpNpG элементов. Вероятно, это связано с активизацией репликаз, работающих с ошибками. Это не приводит, однако, к значительным эволюционным преобразованиям на морфологическом уровне, и криптаффинный таксон по фенотипу обычно относится к группе

предков. На этом этапе молекулярная эволюция носит нейтральный характер. Но в какой-то момент, возможно связанный с активизацией процесса насыщения последовательностей цитозином и гуанином, который носит формально обратный по отношению к заменам метилированного цитизина на тимин характер, происходят преобразования фенотипа макроэволюционного уровня. На существование потока «обратных» молекулярных мутаций указывает явление обратного развития отдельных морфологических признаков в посткриптаффинных группах, (Чупов, 1995), и более низкое содержание в них CpG и CpNpG элементов по сравнению с самими криптаффинными таксонами. Общий ход макроэволюционного процесса напоминает при этом разрабатываемую, в основном, палеонтологами концепцию прерывистого равновесия. Рассматриваемые в настоящем сообщении факты наполняют эту концепцию «макромолекулярным содержанием» и определяют конкретные точки сальтаций. Ими являются районы криптаффинных таксонов. Посткриптаффинные таксоны образуют новую группу *P*-таксонов длинной филогенетической линии. Можно полагать, что перестройка нуклеотидного состава рДНК является частью перестройки регуляторных элементов генома.

Легко видеть, что предлагаемая трактовка эволюционного процесса не укладывается в парадигму существующих представлений СТЭ. Во-первых, это касается вопроса о градуальном или сальтационном характере эволюции. Рассмотренные выше данные склоняют нас к признанию сальтационного характера макроэволюционных преобразований. Не прослеживается нами и единства причин микро- и макроэволюционных преобразований. *P* и *V* таксоны характеризуются разным характером мутационных процессов. Не кажется нам справедливым и представление о ведущей роли адаптациогенеза в макроэволюционных преобразованиях. Во всяком случае, далеко не все виды способны отвечать значительными эволюционными преобразованиями на «тяготы» условий жизни, а те, которые отвечают на первой фазе сальтации, вероятно, проходят неадаптивную фазу нейтральной эволюции. Можно думать, что природа отработала отдельные механизмы для сохранения достигнутого уровня развития – им наделена большая часть существующих таксонов, и для реализации потенций прогрессивной эволюции – этот вариант реализуется лишь немногими специализированными на развитие группами таксонов.

На протяжении истории развития эволюционных идей все указанные возражения против градуализма, адаптациогенеза, сводимости макроэволюции к микроэволюционным внутривидовым преобразованиям неоднократно высказывались многими исследователями (см. обзоры: Чайковский, 1990; Назаров, 1997; Колчинский, 2002 и др.). Основным недостатком возражений противников СТЭ является слабость доказательной базы, невозможность экспериментальной проверки выдвигаемых гипотез. Новые молекулярные методы в систематике могут, до некоторой степени помочь исследователям эволюции преодолеть это препятствие. Речь пока не идет об экспериментальной проверке макроэволюционных сальтаций, хотя некоторые подходы к этому могут приоткрываться. Например, можно попытаться перенести гены рибосомной ДНК эволюционно продвинутых таксонов в геном примитивных. Но в методологическом плане важно давать себе отчет в том, что макроэволюция, как неоднократно указывали многие исследователи, является самостоятельным, не сводимом к микроэволюционным преобразованиям процессом, требующем создания самостоятельных исследовательских программ.

Литература

Колчанов Н.А., Суслов В.В. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы и биоразнообразия. 1. Современная палеонтология: Теория и методология. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2006. С. 60–96.

Колчинский Э.И. Неокастрофизм и селекционизм: Вечная дилема или возможность синтеза? СПб.: Наука, 2002. 554 с.

Назаров В.И. Представления о механизмах надвидовой эволюции в трудах ведущих генетиков первой половины XX в. // Историко-биологические исследования. 1997. С. 3–17.

Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 270 с.

Чупов В.С. Филогения и система порядков *Liliales* и *Asparagales* // Бот. журн. 1994. Т. 79. С. 1–12.

Чупов В.С. Компенсирующий возврат признаков в примитивное состояние // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 1–7.

Чупов В.С. Анализ отражения эволюционного процесса в системе современных организмов // Успехи совр. биол. 2001. Т. 121. № 3. С. 242–252.

Чупов В.С. Форма боковой филогенетической ветви у растений // Успехи совр. биол. 2002. Т. 122. № 3. С. 227–238.

Чупов В.С. Анализ уровней эволюционного развития родов подсемейства Ambrosioideae (Asteraceae) и их связь с закономерностями развития филемы // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 186–193.

Чупов В.С. Криптаффинные таксоны являются маркерами сальтационных участков филогенетических схем // Современные проблемы биологической эволюции. Материалы конференции. М.: ГДМ, 2007. С. 74–75.

Чупов В.С., Пунина Е.О., Мачс, Э.М., Родионов А.В. Нуклеотидный состав и содержание последовательностей CpG и CpNpG в ITS1, ITS2 и генах 5.8S рРНК отражают особенности течения эволюционного процесса // Молек. биол. 2007. № 5. С. 808– 829.

APG 2003. The angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants APG II. // Bot. Journ. of the Linnean Soc. 141. 399–436.

Chupov V.S., Machs E.M. Variation in nucleotide composition of the region ITS1-5.8S rRNA- ITS2 in evolutionary advanced and evolutionary static branches // Proceedings of the fifth international conference on bioinformatics of genome regulation and structure. Novosibirsk, Russia. July 16–22. 2006. V. 3. S. 133–137. Novosibirsk, 2006. Проекты РФФИ 06-04-48399 и «Динамика генофондов»

ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕТЧАТАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ *ROSA*

Шанцер И.А.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Трудности, существующие в систематике рода *Rosa*, по мнению большинства исследователей, связаны с широким распространением гибридизации и значительной изменчивостью многих видов. Наименее поддающейся попыткам сколько-нибудь однозначного таксономического расчленения оказалась секция *Caninae*, виды которой, по данным многочисленных цитологических исследований, являются гетерогамными перманентными полиплоидами, преимущественно нечетными, имеющими гибридогенное происхождение (Tackholm, 1920; Blackburn, Harrison, 1921; Fagerlind, 1940; Gustaffson, 1944; Zielinski, 1986; Wissemann, 2002; Lim et al., 2005). При этом в данной секции сохраняется половое размножение и преимущественно перекрестное оплодотворение, хотя есть сведения и о наличии апомиксиса (Wissemann, Hellwig, 1997; Werlemark, 2000; Ritz, Wissemann, 2003). Вследствие этого существующие таксономические трактовки рода, основанные на морфологической концепции вида, неизбежно оказываются значительно отличающимися друг от друга, как по числу различаемых видов, так и по оценке их родства (Klastersky, 1968; Henker, 2000; Бузунова, 2001; Wissemann, 2003).

Молекулярные данные в ряде случаев позволяют глубже понять природу и происхождение видов шиповников. Исследование последовательностей ITS-1 позволило подтвердить происхождение *R. jundzillii* в результате гибридизации *R. canina* × *R. gallica*, ранее предполагавшееся по морфологическим данным (Wissemann, 1999). Данные о широкой гибридизации и гибридогенном видообразовании с многократным и политопным возникновением полиплоидных видов были получены при изучении распространения аллелей гена GBSSI у североамериканских шиповников секции *Cinnamomeae* (Joly et al., 2006). Однако такого рода исследования пока единичны. В большинстве случаев указания на гибридный статус отдельных форм или гибридогенное происхождение видов основываются исключительно на морфологической промежуточности различных форм между предполагаемыми родителями. Особенно это касается таксонов, распространенных в Восточной Европе (Бузунова, 2001).

Попытки использовать молекулярные данные для построения филогении рода пока не привели к значительному успеху. Полученные филогении оказались не только в большой степени неконгруэнтными друг другу, но и несовпадающими с традиционным делением рода на секции (Atienza et al., 2005; Wissemann, Ritz, 2005; Ritz et al., 2005). Такие результаты принято интерпретировать, как следствие широкого распространения гибридогенного видообразования и сетчатой эволюции в истории рода.

Мне представляется, что при изучении проблем филогении и определения родства видов следует иметь в виду следующие обстоятельства, являющиеся прямым следствием распространенности процессов гибридизации в роде. Виды шиповников могут и, вероятно, эволюционировали, как дивергентно, так и в результате процессов сетчатой эволюции. Однако на результаты этих процессов налагаются явления сохранения предкового внутривидового полиморфизма и современной гибридизации. Именно они могут быть в значительной мере ответственны, как за трудности в различении видов, так и за маловразумительные результаты молекулярно-филогенетических исследований.

Таким образом, наиболее практически важной для систематики рода остается проблема надежного разграничения видов. Возникает вопрос, как отличить виды, являющиеся стабилизированными продуктами предшествующей эволюции, от продуктов современной межвидовой гибридизации? И можно ли это сделать вообще? Изучение шиповников в природных популяциях на территории Восточной Европы показывает, что разные виды нередко встречаются совместно в одном или смежных местообитаниях и взаимодействие их может быть различным.

При совместном обитании *R. canina* и *R. majalis* может наблюдаться гибридизация с однонаправленной интрогрессией от *R. majalis* к *R. canina* (Schanzer, Vagina, 2007). При этом гибриды 1-го и, возможно, 2-го поколения оказываются морфологически идентичными *R. caesia*. Разные виды секции *Caninae* при совместном обитании также могут вступать в гибридизацию между собой, хотя это происходит и не во всех случаях. Теоретическая возможность такой гибридизации неоднократно показана при

экспериментальных скрещиваниях шиповников в культуре (Gustaffson, 1944; Wissemann, Hellwig, 1997). Однако сведений о том, насколько часто это происходит в природе, практически нет. Анализ изменчивости морфологических признаков и молекулярных (ISSR) маркеров в двух смешанных популяциях шиповников позволяет сделать ряд предварительных выводов. В изученной смешанной популяции *R. rubiginosa* и *R. subpomifera* в Курской области не гибридизируют между собой, четко различаясь по обоим типам маркеров (Шанцер, Шабанова, неопубл. данные). В то же время в смешанной популяции *R. villosa*, *R. canina* и *R. dimorpha* (Луганская область Украины) образуется труднорасчленимое скопление гибридов (Шанцер, Кутлунина, неопубл. данные). При этом неясным остается статус самой *R. dimorpha*, хотя по имеющимся предварительным данным по изменчивости ISSR маркеров она скорее представляет собой самостоятельный вид, нежели гибрид между *R. canina* и *R. villosa*.

Секция *Cinnamomeae* представлена в европейской части России несколькими традиционно принимаемыми видами, различающимися характером опушения листьев: *R. majalis*, *R. glabrifolia* и *R. gorenkensis*. Анализ изменчивости морфологических признаков и ISSR маркеров в трех смешанных популяциях привел нас к заключению, что все признаваемые в европейской части России виды представляют собой лишь проявления внутривидового полиморфизма *R. majalis* (Шанцер, Войлокова, в печати). Косвенно, данное исследование не подтверждает и предполагавшегося гибридного (*R. majalis* x *R. villosa*) происхождения *R. gorenkensis*, отводя ей роль лишь одного из проявлений внутривидовой изменчивости *R. majalis*.

Мне представляется, что именно расширение популяционных исследований шиповников в природе может стать ключом к надежной делимитации видов и построению системы и филогении рода в будущем. Такая работа по экспериментальному изучению природных популяций шиповников проводится нами в ГБС РАН в рамках проекта, поддержанного РФФИ (грант № 07-04-00538).

Литература

Бузунова И.О. Роза, Шиповник – *Rosa* L. // Фл. Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 329–361.

Шанцер И.А., Войлокова В.Н. Сколько видов, родственных *Rosa majalis* Herrm., растет в европейской части России? // Бот. журн. 2008. Т. 93. В печати.

Atienza S.G., Torres A.M., Millan T., Cubero J.I. Genetic Diversity in *Rosa* as Revealed by RAPDs // Agric. Consp. Sci. 2005. V. 70, N 3. P. 75–85.

Blackburn K.B., Harrison J.W.H. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour // Ann. Bot. 1921. V. 35. P. 159–188.

Fagerlind F. Sind die Canina-Rosen agamospermische Bastarde? // Svensk Bot. Tidskr. 1940. V. 34. P. 334–354.

Gustaffson A. (1944): The constitution of the *Rosa canina* complex // Hereditas. 1940. V. 30. P. 405–428.

Henker H. Rosa L. / Hegi G. [Hrsg.]: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 4 ,Teil 2. Berlin, Parey Buchverlag, 2000. S. 1–108.

Joly S., Starr J.R., Lewis W.H., Bruneau A. Polyploid and hybrid evolution in Roses East of the Rocky Mountains // Am. J. Bot. 2006. V. 93, N 3. P. 412–425.

Klastersky I. Rosa L. / Tutin T.et al. [Eds.]: Flora Europaea.V. 2. Cambridge, Cambridge University Press, 1968. P. 25–32.

Lim K.Y., Werlemark G., Matyasek R., Bringloe J.B. et al. Evolutionary implications of permanent odd polyploidy in the stable sexual, pentaploid of *Rosa canina* L. // Heredity. 2005. V. 94. P. 501–506.

Ritz C.M., Schmuths H., Wissemann V. Evolution by reticulation: European dogroses originated by multiple hybridization across the genus Rosa // J. Heredity. 2005. V. 96, N 1. P. 4–14.

Ritz C.M., Wissemann V. Male correlated non-matroclinal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC.) Ser. (*Rosaceae*) // Plant Syst. Evol. 2003. V. 241. P. 213–221.

Schanzer I.A., Vagina A.V. ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) markers reveal natural intersectional hybridization in wild roses [*Rosa* L., sect. Caninae (DC.) Ser. and sect. *Cinnamomeae* (DC.) Ser.] // Wulfenia. 2007. V. 14. P. 1–14.

Tackholm G. On the cytology of the genus *Rosa*. A preliminary note // Svensk Bot. Tidskr. 1920. V. 14. P. 300–311.

Werlemark G. Evidence of apomixis in hemisexual dogroses, *Rosa* section *Caninae* // Sex. Plant Reprod. 2000. V. 12. P. 353–359.

Wissemann V. Genetic constitution of *Rosa* sect. Caninae (*R. canina, R. jundzillii*) and sect. *Gallicanae* (*R. gallica*) // J. Appl. Bot. 1999. V. 73. P. 191–196.

Wissemann V. Conventional taxonomy of wild roses / Roberts A., Debener T. & Gudin S. [Hrsg.]: Encyclopedia of *Rosa* science. London, Academic Press, 2003. P. 111–117.

Wissemann V. Molecular evidence for allopolyploid origin of the *Rosa canina*-complex (*Rosaceae, Rosoideae*) // J. Appl. Bot. 2002. V. 76 P. 176–178.

Wissemann V., Hellwig F.H. Reproduction and hybridisation in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. // Bot. Acta. 1997. V. 110. P. 251–256.

Wissemann V., Ritz C.M. The genus *Rosa* (*Rosoideae, Rosaceae*) revisited: molecular analysis of nrITS-1 and atpB-rbcL intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy // Bot. J. Linn. Soc. 2005. V. 147. P. 275–290.

Zielinski J.: Studia nad rodzajem *Rosa* L. – Systematyka sekcji *Caninae* DC.em.Christ. // Arbor. Kornickie. 1986. V. 30. P. 3–109.

ВИДЫ РОДА *LIPARIS* (*ORCHIDACEAE*) НА ЮГЕ МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Шибнева И.В.

п. Приморский, Государственный природный заповедник «Кедровая Падь» ДВО РАН

Род Липарис (*Liparis* Rich.) семейства Орхидные (*Orchidaceae* Juss.) включает 200–250 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях всех материков (Аверьянов, 1994). До недавнего времени на юге материковой части Дальнего Востока России отмечалось всего два вида этого рода: *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. и *L. makinoana* Schlechter. В последние годы здесь, а именно в заповеднике «Кедровая Падь», были найдены еще 2 вида глянцелистника: *L. krameri* Franch. et Savat. (Ракова, 1990) и *L. kumokiri* F. Maek. (Шибнева, Коркишко, 2001). Последний встречается в Приморском (Шибнева, 2004) и Хабаровском краях (Беркутенко, Юкава, 2001). *L. krameri*, кроме заповедника «Кедровая Падь», отмечен в Уссурийском заповеднике. В гербарии Биолого-Почвенного института (VLA) хранится единственный экземпляр этого вида, собранный на южном склоне долины р. Супутинки 28 июля 1968 г. А.Ф. Пономаренко.

Сравнивая биометрические показатели частей околоцветника по литературным данным и личным наблюдениям автора, выяснили, что параметры частей околоцветника *L. krameri и L. kumokiri,* растущих в Приморском крае, соответствуют параметрам этих видов, произрастающих в Японии и Корее (Шибнева, 2007). При сравнении параметров частей околоцветника *L. makinoana* (табл. 1), оказалось, что J. Ohwi (1965), описывая этот вид, допустил опечатку или ошибку в размерах. В его описании длина колонки, внутренних и внешних листочков околоцветника *L. makinoana* такае как у *L. japonica* (табл. 2). Эта опечатка или ошибка была автоматически перенесена И.Б. Вышиным (1996) в сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». На самом деле, длина этих частей околоцветника у *L. makinoana*, растущего на территории Японии, равна: 6 мм – длина колонки, 10–15 мм – длина внешних и внутренних листочков околоцветника (Sataka et al., 1982). Кроме того*, L. makinoana,* растущий в заповеднике «Кедровая Падь» и его окрестностях, несколько меньше по этим параметрам, чем этот же вид, произрастающий в Японии и Корее (табл. 1). Размеры нашего вида близки к размерам, отмеченным Р. Шлехтером (Schlechter, 1919) при первоописании этого вида.

Таблица 1

Биометрические показатели частей околоцветника *Liparis makinoana* по литературным источникам и личным наблюдениям.

Литературные источники / Биометрические показатели (в мм)		Япония			Корея	Россия		
		R. Schlechter (1919)	J. Ohwi (1965)	Y. Satake et al. (1982)	S. Kim and Y.Kim (1986)	С.А. Невский (1935)	И.Б. Вышин (1996)	Личные наблюдения (2005)
Длина листочков околоцветника внешнего круга		12	8–9	10–15	12–16	8–10	до 9	10–12
Длина листочков околоцветника внутреннего круга		12	8–9	10–15	12–16	–	до 9	10–12
Губа	длина	12	12–18	12–17	12–16	(9)10-11	12–18	11–12
	ширина	8	10–15	–	8–10	7–8	10–15	8 (10)
Длина колонки		5	2,5	6	8–10	4–5	2,5	4–5

Таким образом, три вида липариса *(L. krameri, L. kumokiri* и *L. makinoana*), растущих на материковой части юга Дальнего Востока России, оказались в основном идентичными этим видам, произрастающим на территории Японии и Кореи.

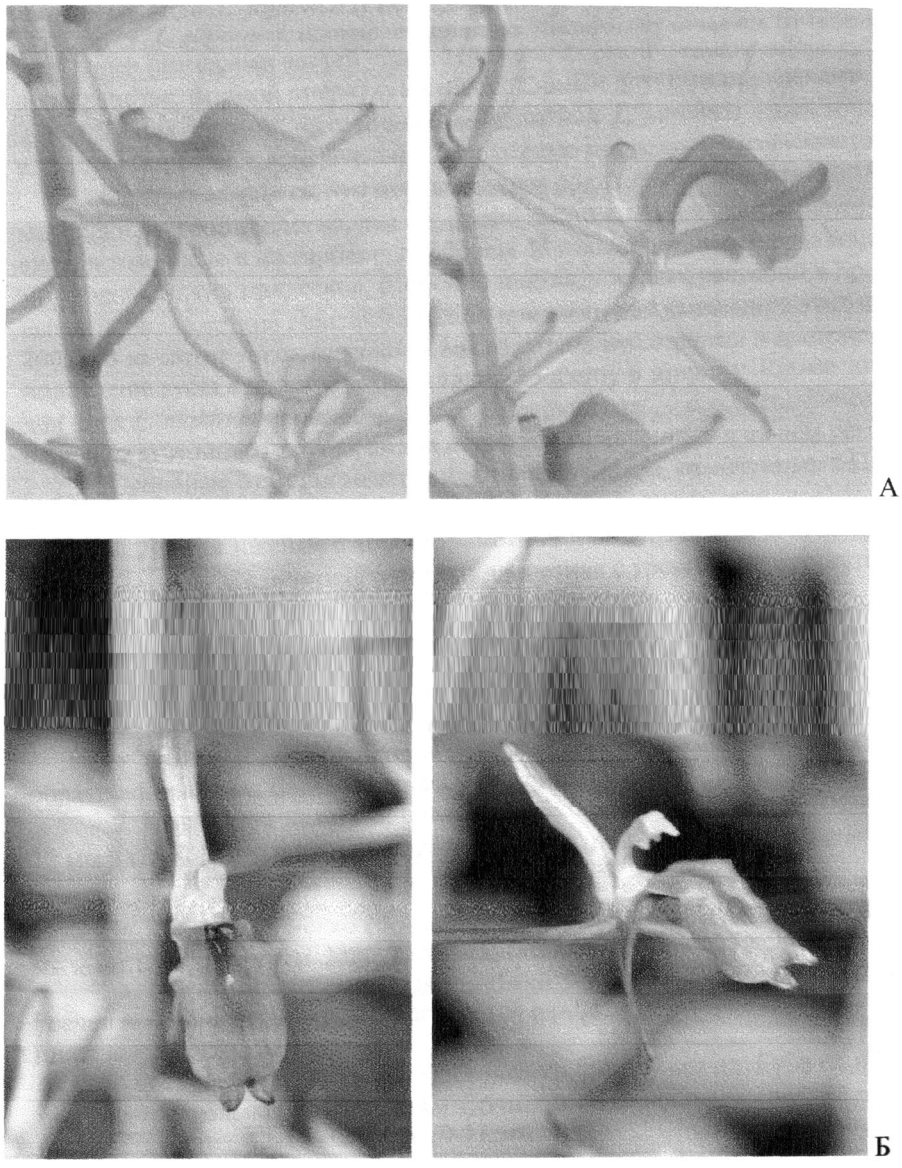
Однако, сравнивая размеры частей околоцветника у *L. japonica*, выяснили, что параметры частей околоцветника вида, принимаемого нами за глянцелистник японский, не совпадают с параметрами, указанными для этого вида в литературных источниках, как в отечественных, так и зарубежных (табл. 2). Довольно часто данный вид смешивается с видом *L. kumokiri*, который отличается характерными для этого вида признаками: короткими цветоножками (3–5 мм длины), длиной соцветия – до 7 см, изгибающейся в обратную сторону губой и ее шириной (до 5 мм). Например, к этим параметрам близок глянцелистник, приведенный М.В. Раковой (1992) и И.В. Татаренко (1996) как *L. japonica*. В первом случае доказательством, что это *L. kumokiri*, служит наличие коротких цветоножек «(до 2–3 мм в длину)», во втором – «длина соцветия – 6,5 ± 0,5 см», что также свойственно этому виду. Размеры частей околоцветника, приводимые С.В. Невским (1935) для вида *L. japonica*, более близки к параметрам, приводимым для вида *L. kumokiri* (Шибнева, 2004). Кроме того, сравнивая цветки сфотографированных нами растений с цветками на фотографии японского

вида *L. japonica* (рис. А, Б[2]), мы пришли к выводу, что они не идентичны друг другу. *L. japonica*, произрастающий в Японии, отличается от нашего растения меньшими размерами частей околоцветника, формой и положением губы в пространстве, формой оперкулума и некоторыми другими признаками.

Таблица 2

Биометрические показатели частей околоцветника *Liparis japonica* по литературным источникам и личным наблюдениям.

Литературные источники / Биометрические показатели (в мм)		Япония		Корея	Россия		
		J. Ohwi (1965)	Y. Satake et al. (1982)	S. Kim and Y.Kim (1986)	С.А. Невский (1935)	И.Б. Вышин (1996)	Личные наблюдения (2005)
Длина листочков околоцветника внешнего круга		8–9	8–9	8–10	6–7	до 9	11–13
Длина листочков околоцветника внутреннего круга		8–9	8–9	8–9	7	до 9	12–13
Губа	длина	7–8	7–9	8–9	6,5–7	6–8	12–15
	ширина	4,5–5,5	–	5–6	5–6	4,5–5,5	10–12
Длина колонки		2,5	2,5	4-5	3,5	–	5–6



Цветок (слева – вид спереди, справа – вид сбоку). А – *Liparis japonica* (Россия); Б – *L. japonica* (Япония).

[2] Фотографии взяты из Интернета – http://cosmos.cool.ne.jp/Ran/sp/Seitakasuzumusisou.htm

Таким образом, на сегодняшний день вид *L. japonica* нами точно не идентифицирован, следовательно, необходимо продолжить изучение этого вида.

Следует заметить, что данным видам рода *Liparis* свойственно значительное морфологическое сходство, что не давало возможности выявить ранее последние два вида, в том числе и по гербарным сборам. И только детальное сравнение морфологических признаков, особенно цветка, у живых растений в природе позволило выявить более четкие диагностические признаки для выделения этих видов (Шибнева, 2007). В качестве таких признаков мы взяли длину соцветия и цветоножек, форму и положение губы в пространстве, а также ее длину и ширину. Кроме того, характерной для вида *L. makinoana* оказалась форма оперкулума[3] – его специфическая форма резко отличает этот вид от других видов липариса, отмеченных в нашем регионе.

Основные отличия между видами рода *Liparis*, отмеченных в Приморском крае, даны нами в ключе.

1. Листья зеленые с хорошо заметными поперечными жилками, образующими анастамозы. Губа ланцетная или узко ланцетная с треугольно оттянутой верхушкой и резким перегибом ближе к основанию… ……..……*L. krameri*

– Листья зеленые с мало заметными поперечными жилками. Губа обратнояйцевидная более широкая у вершины…….……2

2. Край листа цельный, ровный. Губа прямая плоская с небольшим изгибом, 11–12 мм дл. и 8–10 мм шир. Оперкулум спереди оттянут в клювовидный носик…… …… *L. makinoana*

– Край листа мелко гофрированный, неровный. Губа по середине дугообразно изгибается. Оперкулум закругленный, без клювовидного носика..…….……...…3

3. Соцветие до 7 см дл. Цветоножки 3–5 мм дл. Губа на верхушке округло-усеченная, по середине резко изгибается в обратную сторону, 5–7 мм дл. и 4–5 мм шир…….....*L. kumokiri*

– Соцветие до 20 см дл. Цветоножки более 7 мм дл. Губа на верхушке округло широко-треугольная с небольшим зубчиком по середине, в средней части дугообразно опускается вниз, 12–15 мм дл. и 10–11 мм шир…….. *L. japonica*

Литература

Аверьянов Л.В. Определитель орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Вьетнама. СПб., 1994, 432 с.

Беркутенко А.Н., Юкава Т. Liparis kumokiri F. Maek. (*Orchidaceae*) – новый вид для материковой части российского Дальнего Востока // Флора и климатические условия северной Пацифики. Магадан, 2001. С. 136–139.

Вышин И.Б. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 301–339.

Невский С.А. Род *Liparis* L. C. Rich. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 601–604.

Ракова М.В. Liparis krameri (*Orchidaceae*) – новый вид для флоры СССР из заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1780–1782.

Ракова М.В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1992. 175 с.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Шибнева И.В. Liparis kumokiri (*Orchidaceae*) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1633–1636.

Шибнева И.В. Заметки о видах рода *Liparis* (*Orchidaceae*) из Приморского края // Растения в муссонном климате. Матер. конф. (Владивосток, 10–13 октября 2006 г.). Владивосток, 2007. С. 264–268.

Шибнева И. В., Коркишко Р. И. О новом местонахождении *Liparis kumokiri* F. Maek. в заповеднике «Кедровая Падь» // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Сер. Экология и систематика растений. Уссурийск, 2001. Вып. 5. С. 46–52.

Kim S.N., Kim Y.S. Morphological and cytological Study on genus *Liparis* in Korea // Kor. J. Plant Tax. 1986. Vol. 16. P. 59–88.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

Sataka Y., Ohwi J., Watari S., Tominari T. Wild flowers of Japan. I. Tokyo, 1982. 305 p.

Schlechter R. Orchideologiae-Japonicae Prodromus // Repert. Sp. Nov. Fedde Beih. 1919. Bd.4. P. 63.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ ЯСКОЛОК НА УРАЛЕ

Шурова Е.А.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

А.И. Толмачев (1971) отмечал, что разграничение видов в роде *Cerastium* усложняется наличием гибридизации на обширных пространствах, где ареалы близких видов перекрываются или перекрывались в недавнем геологическом прошлом. Такая картина наблюдается на Урале. Во время оледенений, когда арктиче-

[3] Оперкулум (operculum) – стенка пыльника, принимающая вид полусферической крышечки, свободно прикрывающей ложе пыльника (клинандриум) и расположенные в нем поллинии (Аверьянов, 1994).

ские и гипоарктические виды ясколок по хребту спускались от гипоарктической до лесной зоны, происходили процессы интрогрессии между видами ряда *Leiostemona* Fenzl. Э. Гультен (1956) в своей работе о комплексе *Cerastium alpinum* L. относительно Урала не располагал значительным материалом. Он уточнил диагноз *C. jenisejense* и вопросы гибридизации с близкородственными видами. Гипоарктический вид *C. jenisejense* встречается в настоящее время в подгольцовом поясе гор вплоть до Южного Урала (Шурова, 1988), замещаясь в горной тундре на вершинах гор *C. krylovii* Schischk. et Gorczak. его высокогорным экотипом.

Относительно *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. А.И. Толмачев отмечает, что этот подвид встречается только на Полярном Урале (г. Рай-Из, Пайер), а вне Арктики он обычно не встречается. Однако следы гибридизации и пребывания этого вида в плейстоцене сохранились на Северном Урале на горах Ольвинский Камень, Денежкин Камень и в единичных случаях на горе Конжаковский Камень. В двух последних местонахождениях оно прослеживается по особям гибридогенного происхождения ясколки Регеля на ясколку енисейскую по нашим сборам 1969–1970 гг. (гербарий SVER). Листья этих особей, образующих небольшую розетку в основании, как и средние стеблевые, овальные или обратнояйцевидные, голые с ресничками по краю. Наличие железистых волосков прослеживается как на цветоносах, так и на чашелистиках вместе с простыми волосками. Наиболее сходны по внешнему габитусу с *C. regelii* subsp. *caespitosum* оказались особи с вершины горы Ольвинский Камень. Изначально коллекторами (М.М. Сторожевой и автором) они определялись как *C. krylovii* Schischk. et Gorczak. Дерновинки вершинных особей были скучены и низкорослы. Окраска листьев ярко-зеленая, иногда до желтовато-зеленой (в отличие от зеленовато-серой у ясколки Крылова). Нижние листья сочные, на коротком черешке, большей частью продолговатые до округлых, с ресничками по краю как у ясколки Регеля. Междоузлия нецветущих базальных побегов сильно укороченные. Стебли единичных цветущих побегов в верхней части редко опушены простыми волосками. Чашелистики округлые или эллиптические, туповатые, опушены простыми волосками. Наружные чашелистики без пленчатой каймы, на внутренних она очень узкая. Венчик широко раскрытый, лепестки белые, в 2–2,5 раза длиннее чашелистиков. Коробочка в 2 раза длиннее чашелистиков, цилиндрическая, прямая.

Ранее ясколка Регеля на Урале указывалась для горы Рай-Из: Полярный Урал, г. Рай-Из, северный склон, высота 900 м, россыпи дунитов, редкие дернины, 19 VIII 1956, К.Н. Игошина, П.К. Гагарин. А.И. Толмачев определил этот экземпляр как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. В гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER) хранятся сборы ряда авторов, которые мы определили также как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

1. Приполярный Урал, Коми АССР, Кожвинский р-н, берег реки Кось-Ю у горы Манараги. Галечник, 6 VII 1955, П.Л. Горчаковский, З.А. Урнова.

2. Полярный Урал. У подножья горы Степь-Рузь. В сфагновом болоте, 12 VII 1965, К. Игошина. К.Н. Игошина определила его как *C. beeringianum* Cham. et Schlecht.

3. Северный Урал, г. Конжаковский Камень, 8 VII 1953, П.Л. Горчаковский.

4. На задернованной площадке среди валунов. Горная тундра. Вершина г. Ольвинский Камень. Свердловская область. Северный Урал, 16 VII 1967, М. Сторожева.

5. Приполярный Урал, на галечнике по берегу реки Собь против горы Рай-Из у ст. Красный Камень. 30 VII 1969, Шурова Е.А. Определен нами как *C. regelii* subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

6. Ольвинский камень, в травяно-моховой тундре на вершине горы, 16 VII 1967, Шурова Е.

7. *Cerastium regelii* Ostenf. ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.

Восточный склон горы Конжаковский Камень, подгольцовый пояс, галечник в верховьях реки Конжаковки, 8 VII 1962. Собрала и определила Шурова. Крупная особь. Листья яйцевидные, голые, чашелистики с незначительной пленчатой каймой на конце, в опушении чашелистиков и цветоносов присутствуют железистые волоски. Возможен гибрид с *C. jenisejense*. Здесь наблюдались выходы дунитов.

На приполярном Урале нередки гибриды *C. jenisejense* × *C. regelii* subsp. *caespitosum*. Гибриды *C. regelii* subsp. *caespitosum* × *C. jenisejense* характеризуются тонкими округлыми, голыми листьями и голыми тонкими стеблями, вверху с железистыми волосками. Чашелистики с незначительной пленчатой каймой на конце. В опушении чашелистиков и цветоносов присутствуют железистые волоски как у *C. jenisejense*, но округлая форма листьев и чашелистиков сходны с *C. regelii*.

Виденные экземпляры: Полярный Урал, северный склон массива Рай-Из на контакте с серой породой на галечнике ручья. 2 VIII 1965, С.Г. Шиятов. Стебли дерновинок были тонкие, голые, вверху с редким железистым опушением. Листья голые мелкие, круглые. В районе горы Черной им были собраны подобные особи.

На Ольвинском Камне нами была собрана дернинка с промежуточными признаками обоих видов и определенная как *C. jenisejense* × *C. regelii*. Вершина г. Ольвинский Камень, травяно-моховая тундра по южному склону. 16 VII 1967, Шурова Е.А.

А на северном склоне встречены особи *C. jenisejense*. Ясколка енисейская на протяжении своего ареала на Урале гибридизирует практически со всеми видами ряда *Leiostemona* Fenzl., а также с видами ряда *Arvensia* Hayek., создавая гибридный рой в зоне совместного произрастания как, например, в районе г. Косьвин-

ский Камень. И.В. Соколова (2004) также указывает на полиморфизм *C. arvense* и его связи с другими уральскими видами этого ряда. Для обнаружения гибридов мы строим вариационные кривые по диаметру пыльцевого зерна, замеряя по 100 пыльцевых зерен у эталонного образца. У гибридов обнаруживались 2 пика вариационной кривой – один пик соответствовал диаметру пыльцевых зерен *Cerastium arvense* 28–30 μ, а второй – *C. jenisejense* – 34 μ. *C. regelii* с горы Рай-Из имел максимум пыльцевых зерен по 36 μ, пик приходился на 35–37 μ, а у с *C. krylovii* горы Большой Иремель большинство пыльцевых зерен имело 34 μ в диаметре (33–35 μ).

Диаметр пыльцевого зерна явился хорошим маркером наличия гибридогенных процессов у ясколок. По-видимому, в роде ясколок процессы видообразования продолжают идти со времени плейстоценовых оледенений, причем одни расы обособились, другие находятся в процессе становления как подвиды *C. regelii*.

Литература

Соколова И.В. Род *Cerastium* L. // Флора Восточной Европы. М.; СПб., 2004. Т. XI. С. 165–166.

Толмачев А.И. Арктическая флора СССР. Л., 1971. Вып. 6. С. 4–44.

Шурова Е.А. Эндемизм и формообразование в семействе *Caryophyllaceae* на Урале (на примере рода *Cerastium*): Автореф. дис. …канд. биол. наук. / АН СССР. Уральский научн. центр. Ин-т экологии раст. и живот. Свердловск, 1971. 19 с.

Шурова Е.А. Род *Cerastium* // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Вып. 1. С. 264.

Hulten E. The *Cerastium alpinum* complex. A case of World-Wide introgressive hybridization // Svenck. Botan. Tids. 1956. Vol. 50. N 3. P. 473.

П О Д С Е К Ц И Я

ФЛОРА

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БУКОВЫХ ЛЕСОВ ДАГЕСТАНА

Алиев Х.У.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

В Дагестане буковые леса встречаются в верхних предгорьях на высоте 700–1400 м и в Высокогорном сланцевом Дагестане на высоте 1700–2300 м. Своим географическим распространением, фитоценотическим окружением, флористическим составом и другими особенностями они отличаются от букняков Северо-западного Кавказа и Закавказья. Разнообразны буковые леса предгорий, где выявлены и описаны мертвопокровные, овсянниковые, ясменниковые, черемшовые, кисличниковые, страусоперовые, щитовниковые, азалиевые, тиссовые, каприфолиевые и лещиновые букняки. Напротив, букняки Высокогорного Дагестана более однообразны. В них описаны черничные, ясменниковые, кисличниковые, щитовниковые, овсянниковые и рододендроновые букняки. Хотя между буковыми лесами этих районов имеются определенные различия, в то же время между ними много общего и они между собой генетически связаны (Львов, 1964; Магомедмирзаев, 1965; Алиев, 2004).

Для сравнения нами были выбраны модельные участки буковых лесов в Предгорном и в Высокогорном Дагестане. В зависимости от климатических факторов и высоты над уровнем моря в предгорьях выделяются три физико-геграфических района: Северо-западный, Центральный и Юго-восточный. Исследуемые участки во всех трех районах расположены примерно на одном высотном уровне – от 600 до 1000 м над уровнем моря. В Высокогорном Дагестане бук не образует собственной полосы, и его участки разбросаны небольшими островками среди сосновых и сосново-березовых лесов в Бежтинской депрессии. В Высокогорном Дагестане описания проводились в окрестностях сел Бежта, Хупри, Гарбутль и Тлядаль (Цунтинский р-он) на высотах от 1750 до 2000 м. Исследования проводились в течение трех лет начиная с ранней весны до середины осени.

Всего в буковых лесах Дагестана выявлено 248 видов, относящихся к 168 родам и 75 семействам. Родовой коэффициент составляет 1,48. Таксономический анализ приведен в табл. 1, откуда видно значительное преобладание в количественном отношении таксонов предгорных буковых лесов над высокогорными.

Таблица 1

Район исследования	Количество видов	Количество родов	Количество семейств	Родовой коэффициент
Предгорный Дагестан	205	145	71	1,42
Высокогорный Дагестан	121	96	56	1,26

В табл. 2 показано количество общих для сравниваемых районов таксонов.

Таблица 2

Район исследования	Общие виды	Общие роды	Общие семейства
Предгорный Дагестан/ Высокогорный Дагестан	63	73	49

В буковых лесах Предгорного Дагестана встречаются представители следующих семейств, отсутствующих в Высокогорном: *Equisetaceae, Ophioglossaceae, Pteridaceae, Taxaceae, Alliaceae, Papaveraceae, Berberidaceae, Dioscoreaceae, Amaryllidaceae, Fumariaceae, Iridaceae, Convolvulaceae, Hypericaceae, Asclepiadaceae, Apocynaceae, Rutaceae, Cornaceae, Rhamnaceae, Sambucaceae, Polygalaceae.* Представители семейств *Thymelaeaceae, Gentianaceae, Melanthiaceae, Adoxaceae* встречаются в Высокогорном Дагестане и отсутствуют в Предгорном. Важной отличительной чертой Высокогорных буковых лесов является присутствие в них *Vaccinium myrtillis* L., *Daphne mezereum* L., *Daphne glomerata* Lam*., Rhododendron caucasicum* Pall*., Betula litwinowii* Doluch*, Corylus colurna* L*., Padus avium* Mill., *Pinus kochiana* Klotzsh*.* Буковые леса предгорий характеризуются присутствием в них *Taxus baccata* L*., Acer laetum* C.A. Mey*, Sambucus nigra* L., *Ligustrum vulgare* L., *Cornus mas* L., *Swida australis* (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh*., Cerasus avium* (L.) Moench*., Cidonia oblonga* Mill*., Sorbus torminalis* (L.) Crantz*, Malus orientalis* Uglizk*., Pyrus caucasica* Fed*., Berberis vulgaris* L., *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn*., Crataegus monogina* Jacq*., Crataegus pentagina* Waldst. et Kit*., Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm*., Asplenium nigrum* Heufl*., Ophrys oestrifera* Bieb., *Convallaria majalis* L*., Dentaria quinquefolia* Bieb*., Dentaria bulbifera* L.

Литература

Алиев Х.У. Сравнительный анализ флоры дубовых и буковых лесов в окрестностях села Карацан // Дипл. … работа. Махачкала, 2004. 45 с.

Львов П.Л. Леса Дагестана. Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 1964. 215 с.

Магомедмирзаев М.М. Геоботанический анализ горных лесов Дагестана. Дис. …канд. биол. наук. Махачкала, 1965. 370 с.

ФИТОХОРИОНЫ ЮЖНОЙ СИБИРИ

Байков К.С.

Новосибирск, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН

Выделение и изучение фитохорионов как основных компонентов флоры крупных регионов суши, каким выступает Сибирь, пока не получило достаточно широкого распространения, хотя имеет очевидные методические преимущества по сравнению со стандартными методами сравнительной флористики (Малышев, 1972; Малышев, Байков, Доронькин, 2000 и др.). Сравнительная оценка флористического богатства крупных регионов по таксономическим спектрам (анализируются головные части семейственно-видового и родо-видового спектров) позволяет получить объективные параметры для оценки сходств и различий, но при этом утрачивается значительная часть важной информации, обусловленной качественным составом флор. Например, флора Западносибирской провинции, охватившей значительную часть Западной Сибири от предгорий Алтая до субарктической зоны (там она граничит с Арктической Сибирью), по числу видов некоторых крупных родов достоверно не отличается от Северо-восточной флористической провинции в Якутии, хотя по составу видов отличается существенно. В этом отношении более показательны градиенты таксономического разнообразия (Байков, 2005), которые позволяют качественно оценить изменения видового богатства рода (или семейства) вдоль выбранного отрезка, с различной нагрузкой на разные его участки. Принципиально важно не только констатировать такой перепад (уменьшение, либо увеличение видового богатства), но и объяснить это с позиций эколого-географического оптимума рода, ландшафтно-климатических особенностей территории, степенью воздействия переноса океанических воздушных потоков, другими причинами. В этой связи актуальна верификация гипотезы, что градиенты влажности играют ключевую роль в распределении растительного покрова Сибири, по сравнению с градиентами температур.

На основе опубликованных во «Флоре Сибири» данных, с учетом полных видовых списков 28 рабочих флористических выделов, было предложено новое флористическое районирование Сибири, включающее семь провинций (Малышев и др., 2000). Согласно этому районированию, проведена ревизия пространственного разнообразия 4587 видов сосудистых растений Сибири из 848 родов, 145 семейств (Конспект флоры.., 2005). Алтайская и Байкальская Сибирь наиболее богаты по видовому составу, а также набору родов и семейств. При этом алтайский флорогенетический комплекс захватывает прилегающие территории Восточного Казахстана, Северо-Западного Китая и Монголии, в то время как Байкальский флорогенетический комплекс полностью размещен в Сибири. Южнее он граничит с монгольским флорогенетическим комплексом, а юго-восточнее – с маньчжурским. Монгольский фитихорион принадлежит Центральноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978), в которой крайне ослаблено влияние переноса влажных воздушных масс Атлантического, Северного ледовитого и Тихого океанов.

Сибирские фитохорионы сформировались под влиянием преимущественно северного переноса океанических воздушных масс (особенно Арктическая, Средняя и Восточная Сибирь). Его влияние сказывается и в горах Южной Сибири, но там заметно слабее. Влияние Атлантики прослеживается вплоть до Байкальской Сибири (до Яблонового хребта, разделяющего Западное и Восточное Забайкалье), но наиболее заметно в западном секторе Арктической Сибири и в той части Западной Сибири, которая не попадает в зону «дождевой тени» Уральского хребта. Атлантическое влияние определяет значительное разнообразие флоры в предгорьях Юго-Западного Алтая и Восточного Казахстана. Тувинский сектор Алтайской Сибири закрыт от его воздействия наиболее высокими хребтами Алтая, а с севера – субширотно расположенными Саянами, что определяет значительно более континентальный характер его флоры и сходство с монгольским фитохорионом. Байкальская Сибирь в значительной степени континентальна, но в северной части открыта действию арктического и почти незаметного атлантического переноса влаги, а с востока – существенно влияющему на флористическое богатство воздействию Пацифики (тихоокеанского переноса влажных воздушных масс). В Восточном Забайкалье его прямое действие экранируется субмеридионально расположенным хребтом Большой Хинган, что определяет в целом более континентальный, по сравнению с маньчжурским, характер собственно Даурского фитохориона.

Многолетние флористические исследования сотрудников Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск), Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ), Томского государственного университета, охватившие северную часть Бурятии, Читинской и Иркутской областей, позволили охарактеризовать состав и особенности флоры Северного Забайкалья, оценить ее вклад в формирование «ядра» восточно-сибирской флоры. Они позволили ликвидировать одно из наиболее крупных «белых пятен» в растительном покрове Сибири и провести глубокий анализ состава, особенностей и, что особенно важно, генезиса флоры Байкальской Сибири, подробно охарактеризованного в монографии Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984).

Изложенные выше флорогенетические особенности Сибири позволяют считать, что участие Даурского фитохориона в составе сибирской флоры относительно невелико, но весьма специфично. Оно ярко проявляется в Восточном Забайкалье, но резко ослабевает западнее Яблонового хребта. Есть основания считать Даурский фитохорион ксерофитизованным дериватом маньчжурской флоры (особенно его лугово-степной элемент). Однако не следует считать Даурский фитохорион слабо дифференцированным и флорогенетически единым. При разделении Даурии на Яблоновую (обрамление Яблонового хребта), Ононскую (в бассейне реки Онон), Аргунскую (левобережье Аргуни) и Нерчинскую (наиболее северный участок, обрамляющий с юга Становой нагорье – северную часть Байкальского фитохориона), можно отметить более мелкие, но весьма существенные различия их по таксономическому составу сосудистых растений.

Выявлен состав, охарактеризованы особенности Даурского фитохориона и определены основные этапы (направления) его генезиса. Уточнен видовой состав сосудистых растений Даурского фитохориона, установлены виды и роды, распространение которых в Сибири не выходит за его границы (например, род *Securinega* из сем. *Euphorbiaceae*, роды *Pardanthopsis* и *Sisyrinchium* из сем. *Iridaceae*, *Pycreus* из сем. *Cyperaceae*, *Arindinella* и *Spodiopogon* из сем. *Poaceae* и др.). Всего выявлено 34 рода: 29 из класса двудольных и 5 из класса однодольных. Выделена группа родов, наиболее богатых видами, охарактеризованы роды и секции многовидовых родов, которые составляют «ядро» даурской флоры, для их дальнейшего сравнения с «ядром» маньчжурской флоры. По спектру богатых видами родов лесной флористический комплекс значительно отличается от степного: в лесном доминируют *Carex*, *Salix*, *Aconitum*, *Viola* и *Betula*, в степном – *Oxytropis*, *Artemisia*, *Potentilla*, *Astragalus* и *Allium*.

Совместно с сотрудниками Биолого-почвенного института и Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток), которые имеют существенный научный задел по исследованию флоры и растительности фрагментов Даурской лесостепи в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, предстояло определить качественное и количественное сходство флор Аргунской Даурии и Среднего Амура, а также ксероморфных флор в долине р. Суйфун и Приханковье (восточное побережье озера Ханка), где в 2004 и 2005 гг. исполнителями проекта были проведены совместные экспедиционные исследования и сбор гербарного материала, в том числе по редким и эндемичным видам. Полученные результаты позволяют уточнить репрезентативность существующей системы особо охраняемых природных территорий (заповедников, заказников, национальных природных парков) в пределах Даурского фитохориона и предложить конкретные меры для оптимизации природоохранных мероприятий. Полученные результаты представлены в Интернет на сервере СО РАН по адресу www.sbras.ru/win/elbib/atlas/flora.

На основе опубликованных во «Флоре Сибири» данных, с учетом полных видовых списков 28 рабочих флористических выделов, а также 13 новых флористических провинций (Малышев и др., 2000), проведена ревизия пространственного разнообразия 2356 видов сосудистых растений Даурского фитохориона (Конспект флоры.., 2005).

Подтверждено, что Байкальская Сибирь по таксономическому разнообразию сосудистых растений (видовой состав, набор родов и семейств) сопоставима с Алтайской горной страной, а Саянский регион совмеща-

ет в себе черты Алтайского и Байкальского фитохорионов. Влияние алтайского ядра флоры ослабевает на рубеже р. Енисей в пределах западного фрагмента Западного Саяна и проявляется отчетливее на северном макросклоне Западного Саяна. Южный макросклон Западного Саяна, особенно его восточный фрагмент (бассейны правых притоков Енисея), во флористическом отношении испытывает значительное влияние монгольского пустынно-степного фитохориона.

Вост. Саян, входя в состав общей с Алтаем и Зап. Саяном горной страны, характеризуется наиболее континентальными чертами горного климата, но в силу относительно меньшего (по сравнению с Алтаем и Забайкальем) видового состава, не формирует самостоятельного флористического ядра крупного калибра. Как исторический центр Ангариды, он может рассматриваться как фитохорион, обедненный в результате возрастания континентальности климата. Восточносаянский субширотный рубежный фитохорион представляет собой восточный криофитизованный дериват более мезофильной флоры Ангариды западносаянского типа. Ее западный, также криофитизованный дериват (Алтайская горная страна) дополнен фрагментами восточно-европейского и нагорнозиатского фитохорионов (Камелин, 1998).

Составлены в предварительной форме списки таксонов класса Однодольные, характеризующие Даурию в целом и естественные флористические выделы. Наибольшее диагностирующее значение выявлено для родов *Allium* и *Asparagus*.

Даурия в целом (за пределами Даурии виды не встречаются или встречаются единично, звездочкой отмечены наиболее характерные виды): *Carex dahurica*, *C. erawinensis*, *C. argunensis* subsp. *alticola*, **C. leiorhyncha*, *C. ledebouriana* subsp. *transbaicalensis*, *C. vesicata*, *C. delicata* subsp. *selengensis*, *C. lanceolata*, *C. laxa*, **C. gotoi*; *Helictotrichon schellianum*, *Phragmites australis*, *Cleistogenes kitagawai*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Poa nemoralis*, *Euphorbia leoncroizatii*, **Glyceria spiculosa*, *Glyceria triflora*, *Puccinellia hauptiana*, *Festuca lenensis*, *F. pseudosulcata*, *Elymus dahuricus*, *Leymus chinensis*, *Hordeum roshevitzii*; *Juncus turczaninowii*, **Veratrum dahuricum*, *Hemerocallis minor*, *Gagea pauciflora*, **Allium anisopodium*, *A. bidentatum*, *A. odorum*, **A. prostratum*, **A. senescens*, *Lilium pumilum*, *Asparagus dahuricus*.

Селенгинская Даурия: *Carex reptabunda*, *C. tomentosa*; *Echinochloa crus-galli*, *Stipa klemenzii*, *Calamargostis macrolepis*, *C. pseudophragmites*, *Eragrostis minor*, *E. pilosa*, *Koeleria glauca*, *Melica virgata*, *Glyceria lithuanica*, *Puccinellia macranthera*, *Festuca beckeri*, **F. dahurica*, *Elytrigia aegilopoides*, *Agropyron michnoi*, **Elymus brachypodioides*, *E. exelsus*, *Leymus paboanus*, **L. racemosus*, *L. secalinus*; *Juncus salsuginosus*, *J. vvedenskyi*; *Zigadenus sibiricus*, *Veratrum lobelianum*, **Allium flavidum*, **A. leucocephalum*, *A. sibiricum*, *A. splendens*, *A. stelleranum*, *A. victorialis*, *Lilium martagon*, **Asparagus burjaticus*.

Яблоновая Даурия: *Carex pallida*, *C. bohemica*, *C. disperma*, *C. drymophila*, **C. heterolepis*; *Eragrostis pilosa*, *Juncus leucochlamys*, *Luzula parviflora*, *L. unalaschkensis*, *Allium maximoviczii*, **A. monadelphum*, *Lloydia serotina*.

Нерчинская Даурия: *C. dahurica*, *C. leiorhyncha*; *Poa sergievskajae*, *Euphorbia karoi*, *Festuca extremiorientalis*, *F. jacutica*, *Elymus pendulinus*, *Allium maximoviczii*.

Ононская Даурия: *C. dahurica*, *C. leiorhyncha*, *C. pallida*, **C. relaxa*, *C. glauciformis*, *C. kirganica*; *Stipa grandis*, *Tripogon chinensis*, *Eragrostis pilosa*, *Poa argunensis*, *Agropyron desertorum*, *A. michnoi*, *Elymus pendulinus*, *Hordeum turkestanicum*; *Juncus salsuginosus*, *Gagea provisa*, *Allium maximoviczii*, **A. nerinifolium*, **Tulipa uniflora*, *Asparagus gibbus*.

Аргунская Даурия: *C. leiorhyncha*, *C. krausei*; *Zizania latifolia*, *Stipa grandis*, *Helictotrichon dahuricum*, *Tripogon chinensis*, **Koeleria mukdenensis*, *Poa argunensis*, *Euphorbia dahurica*, *E. fischeriana*, **Securinega suffruticosa*, **Allium condensatum*, *A. maximoviczii*, **Lilium buschianum*, **Fritillaria maximoviczii*, **Asparagus brachyphyllus*, *A. gibbus*, **A. oligochlonos*, **A. schoberioides*, **Smilacina dahurica*.

В ближайшей перспективе необходимо составить списки диагностических родов и видов для других фитохорионов Южной Сибири, которые позволят более полно и масштабно провести сравнения их между собой и с фитохорионами Сибири, занимающими северное положение.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ 07-04-00877 и интергационного проекта СО РАН №5.15.

Литература

Байков К.С. Градиенты таксономического разнообразия сосудистых растений Сибири // Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири: методы изучения и охраны. Новосибирск, 2005. С. 15–17.

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 239 с.

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения / Сост. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков и др. Новосибирск, 2005. 362 с.

Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 17–40.

Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // Krylovia (Сиб. Бот. журн.). 2000. Т. 2. № 1. С. 3–16.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Болотова Я.В.

Благовещенск, Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН

Под водными растениями (гидрофитами) понимаются растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служат оптимальными местообитаниями (Папченков и др., 2003). Изучение этой группы растений представляет большой научный и практический интерес. До настоящего времени планомерным изучением водных растений в Амурской области никто не занимался, имеющиеся сведения немногочисленны и разрознены.

На основании наших полевых наблюдений и гербарных сборов (2005–2007 гг.), просмотра гербарных коллекций Владивостока (VLA), Москвы (MHA, MW), С.-Петербурга (LE), составлен список водных растений Амурской области, насчитывающий по последним данным 66 видов из 30 родов и 23 семейств.

Доминирующее положение среди водных растений занимают покрытосеменные (*Magnoliophyta*). К сосудистым споровым (*Polypodiophyta*) относится 1 семейство (*Salviniaceae*), имеющее 1 вид (*Salvinia natans*), к покрытосеменным (*Magnoliophyta*) – 22 семейства (65 видов), в том числе двудольные (*Magnoliopsida*) – 15 семейств (31 вид), однодольные (*Liliopsida*) – 7 семейств (34 вида). По числу семейств двудольные (15) преобладают над однодольными (7) примерно в 2 раза. По числу родов водные двудольные (18) превышают однодольные (11), а по числу видов однодольные (34) немного преобладают над двудольными (31). Из класса однодольных по числу видов особенно выделяется семейство *Potamogetonaceae* (18), из двудольных – *Trapaceae* (5).

Анализ таксономического состава показывает преобладание однородовых семейств (17), из которых значительное число составляют одновидовые роды (11), другие роды представлены 2–5 видами. Остальные 4 семейства содержат по 2 рода, включающие по 1–3 вида. Самым богатым по числу видов является семейство Potamogetonaceae (18), самым богатым родом – *Potamogeton* (18).

Ниже приводится перечень водных растений Амурской области. Семейства внутри классов и виды внутри родов располагаются в алфавитном порядке. Названия видов, родов и семейств приводятся в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1995). В скобках указаны синонимы видов по региональной сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1987, 1989, 1991, 1995, 1996), если названия видов не совпадают. Звездочкой (*) указаны виды, занесенные в Красные книги различного ранга (Красная книга.., 1988; Старченко и др., 1995). Знак вопрос (?) перед названием вида указывает, что вид приводится по гербарным сборам или литературным данным, требуются полевые исследования для подтверждения современного существования вида на территории Амурской области.

Polypodiophyta

SALVINIACEAE: 1. *Salvinia natans* (L.) All.;

Magnoliophyta

Magnoliopsida

CABOMBACEAE: 2. **Brasenia schreberi* J.F. Gmel.;

CALLITRICHACEAE: 3. *Callitriche palustris* L.;

CERATOPHYLLACEAE: 4. *Ceratophyllum demersum* L.; 5. *C. oryzetorum* Kom.;

DROSERACEAE: 6. **Aldrovanda vesiculosa* L.;

ELATINACEAE: 7. *Elatine orthosperma* Dueben (*E. spathulata* Gorski); 8. *E. triandra* Schkuhr;

HALORAGACEAE: 9. *Myriophyllum sibiricum* Kom.; 10. *M. spicatum* L.; 11. *M. ussuriense* (Regel) Maxim.; 12. *M. verticillatum* L.;

HIPPURIDACEAE: 13. *Hippuris vulgaris* L.;

LENTIBULARIACEAE: 14. *Utricularia intermedia* Hayne; 15. *U. macrorhiza* Le Conte; 16. *U. minor* L.

MENYANTHACEAE: 17. *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze;

NELUMBONACEAE: 18. **Nelumbo komarovii* Grossh.;

NYMPHAEACEAE: 19. **Euryale ferox* Salisb.; 20. **Nuphar pumila* (Timm) DC.; 21. **Nymphaea tetragona* Georgi;

POLYGONACEAE: 22. *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray;

RANUNCULACEAE: 23. *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach; 24. *B. eradicatum* (Laest.) Fries; 25. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch; 26. *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl & Sojak;

TRAPACEAE: 27. **Trapa japonica* Fler.; 28. **T. manshurica* Fler.; 29. **T. maximowiczii* Korsh.; 30. **T. pseudoincisa* Nakai; 31. **T. sibirica* Fler.;

TRAPELLACEAE: 32. **Trapella sinensis* Oliv.;

Liliopsida

ALISMATACEAE: 33. **Caldesia reniformis* (D. Don) Makino; 34. *Sagittaria natans* Pall.; 35. *S. trifolia* L.;

HYDROCHARITACEAE: 36. *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle; 37. *Ottelia alismoides* (L.) Pers.;

LEMNACEAE: 38. *Lemna japonica* Landolt; 39. *L. minor* L.; 40. *L. trisulca* L.; 41. *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.;

NAJADACEAE: 42. *Caulinia flexilis* Willd.; 43. *C. japonica* (Nakai) Nakai; 44. *C. minor* (All.) Coss. & Germ.; 45. **C. tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel.; 46. *Najas major* All.;

PONTEDERIACEAE: 47. *Monochoria korsakowii* Regel & Maack;

POTAMOGETONACEAE: 48. *Potamogeton berchtoldii* Fieb.; 49. *P. compressus* L.; 50. *P. crispus* L.; 51. *P. distinctus* A. Benn.; 52. *P. gramineus* L.; 53. ?*P. juzepczukii* P. Dorof. & Tzvel.; 54. *P. lucens* L.; 55. *P. maackianus* A. Benn.; 56. *P. malaianus* Miq.; 57. *P. manchuriensis* (A. Benn.) A. Benn.; 58. *P. natans* L.; 59. *P. obtusifolius* Mert. & Koch; 60. *P. octandrus* Poir.; 61. *P. pectinatus* L.; 62. *P. perfoliatus* L.; 63. ?*P. pusillus* L.; 64. *P. richardsonii* (A. Benn.) Rydb.; 65. *P. tenuifolius* Rafin.;

SPARGANIACEAE: 66. *Sparganium minimum* Wallr. (*S. natans* L.);

Литература

Папченков А.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины: Проект. Рязань, 2003. 21 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб., 1987. Т. 2. 446 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В.М., Дарман Г.Ф., Шаповал И.И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб., 1995. 992 с.

ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ ГИДРОФИТОВ ВОДОЕМОВ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

Вейсберг Е.И.

Миасс, Ильменский государственный заповедник УрО РАН

Челябинская область, как и Южный Урал в целом, характеризуется хорошо развитой гидросетью. Водоемы и водотоки играют здесь большую роль в поддержании естественного равновесия в природных сообществах. Неоднородность ландшафтообразующих факторов, связанных со сложным рельефом и зонально-географическим положением региона, обусловили многообразие типов озер и рек на данной территории по морфометрическим, гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям. На территории Челябинской области представлены и горные хребты Южного Урала, и Зауральский пенеплен, и часть Западно-Сибирской равнины; она расположена в трех широтных природно-географических зонах (лесной, лесостепной и степной). Разнообразие местообитаний, связанных с водой, сказывается и на макрофитной растительности, важнейшему компоненту водных экосистем.

Цель работы – анализ флористического разнообразия сосудистых гидрофитов Челябинской области и их распространение относительно различных природных зон.

Анализировались как материалы собственных исследований 1989–2007 гг. (Вейсберг, 1999, 2007; Экология озера Большое Миассово, 2000 и др.), так и немногочисленные литературные данные (Дорогостайская, 1961; Горновский, 1961; Эколого-продукционные особенности.., 1978; Экология озера Тургояк, 1998; Куликов, 2005). Гидрофильное ядро флоры макрофитов понималось в широком смысле, включая настоящие гидрофиты, гелофиты и гигрогелофиты (Папченков, 2001). Принимались во внимание местообитания, связанные лишь с собственно водоемами и водотоками и их прибрежной зоной.

Таксономический анализ показал, что гидрофильное ядро сосудистой флоры макрофитов Челябинской области насчитывает 107 видов, относящихся к 52 родам и к 31 семейству. Подавляющее большинство из них принадлежит к *Magnoliophyta* – 104 вида, относящихся к 28 семействам и к 49 родам. Отделы *Lycopodiophyta, Eqisetophyta, Polypodiophyta* включают по одному виду. Из семейств цветковых наибольшим числом видов

представлены *Potamogetonaceae* – 16 видов. Столько же видов (16) включают *Cyperaceae*. Далее в головную часть ранжированного списка семейств входят *Ranunculaceae* – 9 видов; *Poaceae* и *Sparganiaceae* – по 6 видов; *Alismataceae* – 5 видов; *Nymphaeaceae, Lemnaceae* – по 4 вида. Эти семейства объединяют более половины исследованной флоры. Остальные представлены 1–3 видами.

Флористическое разнообразие в отдельных природных зонах различно (табл. 1). Наибольшим видовым богатством гидрофильной флоры отличается лесная зона, наименьшим – степная.

Таблица 1

Флористический состав гидрофильного ядра макрофитов водоемов Челябинской области

Отдел	Природные зоны		
	лесная	лесостепная	степная
Magnoliophyta	94/45/27*	84/46/28	72/42/24
Lycopodiophyta	1/–/–	1/–/–	1/–/–
Polypodiophyta	1/1/1	1/1/1	1/1/1
Equisetophyta	1/1/1	1/1/1	1/1/1
Всего	97/47/29	87/48/30	75/44/26

**Примечание:* виды/рода/семейства.

Для количественной оценки флористического сходства зон был применен коэффициент Чекановского-Съеренсена, который рассчитывался по формуле для количественных данных (Песенко, 1982):

$$Ics=\Sigma min(n_{ij}, n_{ik})/ \Sigma n_{ij}+ \Sigma n_{ik},$$

где $min(n_{ij}, n_{ik})$ – сумма наименьших обилий в двух сравниваемых списках, $\Sigma n_{ij}+ \Sigma n_{ik}$ – сумма обилий всех видов в списках.

За количественную характеристику принималась 5-балльная шкала встречаемости: 1 – единичные находки; 2 – очень редко; 3 – редко; 4 – спорадически; 5 – часто.

Оказалось, что Ics между лесной и лесостепной, а также лесостепной и степной зонами равен 0,9, тогда как между лесной и степной этот показатель несколько ниже – 0,85. Таким образом, сходство между флорой гидрофильного ядра различных ботанико-географических зон в пределах области, в целом, очень высоко, несмотря на некоторые особенности. В лесной зоне, в предгорьях Южного Урала, расположены многочисленные разнотипные тектонические озера со сложной формой котловины и береговой линии и, таким образом, наблюдается высокое разнообразие водных местообитаний. Макрофитная растительность сосредоточена в литоральной зоне озер и в мелководных заливах. В лесостепной и степной зоне распространены, в основном, мелкие блюдцеобразные озера с выровненной и порой заболоченной береговой линией, часто солоноватые и соленые, с однообразной растительностью. Степная зона крайне бедна озерами. Равнинный характер рек с широкими поймами обусловил здесь наибольшее разнообразие макрофитной растительности по их берегам, а также в водохранилищах.

Анализ экологической структуры (табл. 2) показал, что значительная часть видов относится к собственно гидрофитам (53 вида или 49,5%) Причем преобладают погруженные гидрофиты (более 37%), преимущественно они являются прикрепленными. На долю гидрофитов с плавающими листьями и плавающих на поверхности приходится около 12%, преобладают прикрепленные формы. Доля гелофитов составляет 19,5%. Доля гигрогелофитов достаточно высока – (31%). Виды причислялись к тем экологическим группам, которые они представляют в условиях водоемов конкретного региона.

Таблица 2

Состав экологических групп гидрофильного ядра макрофитов водоемов Челябинской области

Экотипы*	I				II		III
Экогруппы*	1	2	3	4	5	6	7
Количество видов	5	35	9	4	13	8	33

**Примечание:* классификация по В.Г. Папаченкову (2001) с изменениями.

Тип I. Гидрофиты (настоящие водные растения). Группы: 1. Гидрофиты, плавающие в толще воды. 2. Погруженные укореняющиеся гидрофиты. 3. Укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями. 4. Гидрофиты, плавающие на поверхности воды. Тип II. Гелофиты, или воздушно-водные растения. Группы: 5. Низкотравные гелофиты. 6. Высокотравные гелофиты. Тип III. Группа 7. Гигрогелофиты.

В результате географического анализа выявлено, что ареалы распространения видов гидрофильной флоры образуют более 35 типов. Однако около 30 типов представлены 1–2 видами. Преобладают виды с широкими ареалами. На долю голарктических (46 видов, около 43%), евроазиатских (17 видов, около 16%),

гемикосмополитных (6 видов, 5,6%) приходится более 63% флоры. Большинство других видов имеют более узкое распространение с ареалами частично европейскими, частично азиатскими (сибирскими). Некоторые виды распространены и в Северной Америке (северо-восточноевропейско-североамериканский бореальный *Nymphaea tetragona* Georgi, североазиатский североамериканский бореальный *Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják, североамериканский адвентивный *Elodea canadensis* Michx., североамерканский европейско-западносибирский *Isoëtes lacustris* L. и др.).

Виды исследованной флоры разнообразны по широтно-зональному распространению. Преобладают плюризональные виды (67 видов, более 63%). На долю бореальных и южнобореальных приходится около 10%, а вместе со смешанными (частично неморальными и (или) лесостепными) ареалами они составляют более 22%. Менее представлены неморально-лесостепные виды (около 4%). Единично присутствуют чисто неморальный ареал (евроазиатский *Eleocharis austriaca* Hayek.), арктический, гипоарктический и степной элементы. Арктобореальным является голарктический *Comarum palustre* L., гипоаркто-бореальными – голарктический *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries и голарктический *C. aquatilis* Wahlenb., лесостепными и степными – восточноевропейско-азиатский *Typha laxmannii* Lepech. И голарктический *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, степными – восточноевпропейско-азиатский *Bolboschoenus planiculmus* (Fr. Schmidt) Egor., европейско-западноазиатский *Batrachium rionii* (Lagger) Nym. Самыми представленными ареалами оказались голарктический плюризональный (36 видов, или 33,6%), евроазиатский плюризональный (12 видов, или 11%), европейско-западноазиатский плюризональный (11 видов, или 10%).

Необходимо отметить, что ввиду недостаточной изученности распространения гибридов рдестов, при анализе они не учитывались. Достоверно в водоемах области присутствуют *Potamogeton* × *nitens* Web. (*P. gramineus* L. × *P. perfoliatus* L.) и *P.* × *zizii* Mert. et Koch (*P. gramineus* L. × *P. lucens* L.) (Куликов, 2005). Кроме того, рдест злаковидный *P. gramineus* L. понимался в самом широком смысле. Что касается гибридов, то в регионе также отмечен редко встречающийся здесь гибрид *Nuphar* × *spenneriana* Gaudin (*N. lutea* (L.) Smith × *N. pumila* (Timm) DC.) (Куликов, 2005) и экземпляры *Nymphaea*, сочетающие признаки *N. candida* J. Presl и *N. tetragona*. В анализируемый список не включены также пузырчатки *Utricularia intermedia* Hayne и *U. minor* L., которые, являясь, по сути, настоящими гидрофитами, приурочены в регионе к болотным биотопам.

Отметим наиболее интересные и редкие виды гидрофильной флоры на территории области. Нами здесь впервые найдена в солоноватых озерах Берднииш и Кожакуль *Najas marina* L. Другой редкий вид из сем. *Najadaceae* – *Caulinia flexilis* Willd. – нами обнаружен в оз. Большое Миассово через почти 50 лет после первого упоминания (Дорогостайская, 1961). *Ruppia maritima* L. отмечена в единственной точке – в соленом озере Каратибиз в лесостепной зоне Л.В. Рязановой (Куликов, 2005). Чрезвычайно редко встречаются в озерах лесной зоны *Isoëtes lacustris*, *Sparganium gramineum* Georgi, *Potamogeton rutilus* W2000, olfg., *Batrachium eradicatum*, *Sagittaria natans* Pall., *Elatine triandra* Schkuhr, *E. ortosperma* Dueben, *Lemna gibba* L., в лесной и лесостепной зонах – *Zannichellia repens* Boenn. Последний вид нами впервые найден в оз. Большой Ишкуль. *Z. pendiculata* Reichenb. отмечена единично в лесостепной зоне, *Batrachium rionii* – в степной. *Isoëtes setacea* Lam. упоминается для оз. Маян в лесостепной зоне, однако при специальных поисках нами не обнаружен. Кроме того, около границ области найдены виды, нахождение которых возможно и на ее территории. *Salvinia natans* (L.) All.) обнаружена в нижнем течении р. Сим в Башкирии, *Najas major* All. указывается для Курганской области, *Elatine alsinastrum* L – для Курганской и Свердловской областей.

Таким образом, рассмотренная гидрофильная флора характеризуется достаточно высоким видовым богатством, которое объясняется разнообразием биотопов, связанным с разнотипными по гидрологическим и гидрохимическим параметрам водоемами и водотоками. Большинство видов данной флоры являются собственно гидрофитами. То есть, из всего разнообразия местообитаний, связанных с озерами, преобладают водные экотопы. Однако значительная часть видов – обитатели ветландов, которые представляют спектр переходных местообитаний между типично сухопутными и типично водными экотопами. Это согласуется с тем, что ветланды (прибрежная полоса, сплавины, заболоченные понижения), по сути, экотоны, являются компонентом озерных экосистем (Вейсберг, 2007).

Проведенные исследования подтверждают, что, хотя водная растительность и является азональной, в ней четко проявляются зонально-географические особенности флоры территории в целом (Папченков, 2001; Вейсберг, 2007), в частности, сочетание европейских и азиатских (сибирских) ареалов, а также присутствие степных, лесостепных, неморальных, бореальных и даже арктических элементов, проникающих сюда по горным хребтам Урала. В результате, географический и широтный элементы в сочетании образуют достаточно большое разнообразие типов ареалов распространения водной флоры. Некоторые различия между отдельными природными зонами также присутствуют.

Литература

Вейсберг Е.И. Структура и динамика сообществ макрофитов озер Ильменского заповедника. Миасс, 1999. 122 с.

Вейсберг Е.И. Анализ гидрофильной сосудистой флоры озер лесной зоны Челябинской области // Вестник Оренбургского государственного университета. 2007. № 10(74). С. 118–123.

Горновский К.В. Водная растительность озер Б. Миассово и Б. Таткуль // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В. И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 57–84.

Дорогостайская Е.В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина / Труды Ильменского гос. заповедника. Вып. VIII. Свердловск, 1961. С. 9–50.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург-Миасс: Геотур, 2005. 538 с.

Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л: Наука, 1978. 212 с.

Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Экология озера Большое Миассово. Миасс, 2000. 318 с.

Экология озера Тургояк. Миасс: Геотур, 1998. 154 с.

ИНВАЗИОННЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ (ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ)

Виноградова Ю.К.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Большинство теоретических работ, касающиеся инвазионных видов, строится на положении, что проблемные чужеродные виды более обильны в регионах вторичного ареала, чем в регионах естественного ареала. Однако однозначного объяснения причин этого явления до сих пор нет; существует 8 основных гипотез для объяснения успеха чужеродных растений, внедряющихся в естественные сообщества. Первые 4 гипотезы можно проверить путем сравнения аборигенных и инвазионных популяций, последующие 4 можно оценить при изучении чужеродных видов только во вторичном ареале (Hierro et al., 2005).

Оценка этих гипотез проведена путем изучения биологии видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России: *Acer negundo* L., *Acorus calamus* L., *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Atriplex tatarica* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Amelanchier alnifolia* (Nutt.). Nutt., *A. spicata* (Lam.) C. Koch, *Aster* × *salignus* Willd., *Bidens frondosa* L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Chamomilla suaveolens* (Pursh.) Rydb., *Crataegus monogyna* Jacq., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray., *Elaeagnus angustifolia* L., *Elodea canadensis* Michx., *Elsholzia ciliata* (Thunb.) Hyl., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. pseudorubescens* A. Skvortsov, *Erigeron canadensis* L., *E. strigosus* Muehl. ex Willd., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O.E. Schulz, *Euphorbia peplis* L., *Festuca trachyphylla* (Hack.) Krajina, *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake., *G. parviflora* Cav., *Helianthus tuberosus* L. s.l., *Hippophae rhamnoides* L., *Hordeum jubatum* L., *Impatiens glandulifera* Royle., *I. parviflora* DC., *Juncus tenuis* Willd., *Lepidium densiflorum* Schrad., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Oenothera biennis* L., *Oxalis stricta* L., *Poa supina* Schrad., *Populus alba* L., *Puccinelia distans* (L.) Parl., *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtková, *R. japonica* Houtt., *Senecio viscosus* L., *Solidago canadensis* L., *S. gigantea* Ait., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *caucasicum* Bieb., *Sisymbrium wolgense* Bier. ex Fourn., *Xanthium albinum* (Widd) H. Scholz.

Гипотеза 1. Чужеродные виды не имеют естественных врагов, которые контролируют рост их популяций (Элтон, 1960). Подтверждение этой гипотезы мы получили при исследовании *Echinocystis lobata.* В его естественном ареале популяции сильно поражаются болезнями и вредителями, что обусловливает мозаичность распространения этого вида, тогда как в Средней России подобного явления не наблюдается. Не отмечена нами поражаемость вредителями и у большинства других инвазионных видов. Инвазионный вид флоры Москвы – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. повреждается вредителями слабо и только в конце вегетационного периода, тогда как в его естественном ареале на Дальнем Востоке из-за сильного поражения этого вида болезнями и вредителями мы с трудом собирали в популяциях по 10 неповрежденных листовых пластинок, необходимые нам для анализа. Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, сильно поражается только *Fraxinus pennsylvanica*. Вредителем его является ясеневая изумрудная узкотелая златка, личинки которой питаются камбиальным слоем, что вызывает усыхание деревьев. Однако это исключение только подчеркивает правило, поскольку этот вид златки также является инвазионным.

Гипотеза 2. У чужеродных видов быстро эволюируют генетические признаки, связанные с давлением естественного отбора в новых условиях среды. Эта гипотеза подтверждена нами при изучении *Acorus cala-*

mus, Amaranthus albus, Ribes aureum, Aronia melanocarpa, Acer negundo, Impatiens glandulifera, I. parviflora, Epilobium adenocaulon, E. rubescens, Echinocystis lobata, Bidens frondosa, Conyza canadensis, Chamomilla suaveolens, Galinsoga parviflora, G. quadriradiata. Выявлена общая для этих видов черта – все они на родине произрастают вне зоны экологического оптимума и поэтому обладают широкой нормой реакции генотипа.

Способ размножения не влияет на натурализационные возможности: к успешным колонизаторам относятся и вегетативноподвижный *Acorus*, и перекрестноопылители *Acer negundo* и *Conyza canadensis*, и самоопыляющиеся виды рода *Galinsoga*. Однако способ размножения определяет механизм адаптаций. У перекрестноопылителей адаптация осуществляется путем перекомбинации генов и последующего естественного отбора. У самоопылителей и апомиктов уже в инициальной популяции возникают микромутации физиологических признаков, связанные с расширением нормы реакции, которые сохраняются в чистых линиях, способных к последующей натурализации. В первом случае имеет место движущий отбор, а во втором – стабилизирующий.

У перекрестноопылителей в ходе натурализации вырабатываются и генетически закрепляются важнейшие адаптивные признаки: менее продолжительный период роста и более быстрое прохождение полного цикла развития с юга на север. У *Conyza canadensis* с юга на север увеличивается также процент озимых форм в популяциях, у *Acer negundo* – продолжительность периода покоя семян и морозостойкость. При этом наибольшее влияние на ритм роста и развития у растений длинного дня оказывают температурные условия и режим осадков, а у растений короткого дня – длина дня.

У самоопылителей, апомиктных и вегетативноподвижных видов, напротив, во вторичном ареале наблюдается относительная константность биоморфологических признаков. Изменчивость ритма роста и развития либо практически не выражена, либо имеет беспорядочный межпопуляционный (не клинальный) характер. Это связано с тем, что отбор эвритолерантных линий или клонов происходит на самых ранних этапах натурализации, и далее они уже генетически почти не изменяются.

Гипотеза 3. Чужеродные виды приспособлены к типу и интенсивности беспорядочности, которые являются новыми для аборигенных видов (Baker, 1974). Думается, что эта гипотеза представляет собой просто более «ученый» перевод предыдущей гипотезы – чужеродные виды, действительно, более приспособлены к высокому уровню «беспорядочности», поскольку имеют более широкую норму реакции генотипа.

Гипотеза 4. Чужеродные виды используют ресурсы, неиспользуемые аборигенными видами (Элтон, 1960). На начальном этапе внедрения на новые территории чужеродные виды, действительно, поселяются в открытых местообитаниях. Однако инвазионные виды именно вытесняют аборигенные виды, т. е. конкурируют с ними за имеющиеся ресурсы. Эксперименты по сравнительной оценке конкурентноспособности близких видов, один из которых является инвазионным, а другой – аборигенным, проведены нами на видах рода *Bidens*. Мы сделали 6 образцов, представляющих собой смесь из 50 семян североамериканской *B. frondosa* и 50 семян аборигенной *B. tripartita*, и высеяли их в пикировочные ящики, вкопанные в грядки. В 2 ящиках была супесь, в 2-х – садовая земля и в 2-х – торф. Три ящика (с супесью, землей и торфом) через день-два усиленно поливали, а остальные 3 росли без искусственного полива. По всхожести семян *B. frondosa* получила преимущество лишь в 4 вариантах. В самых неблагоприятных условиях – в ящике с супесью без полива и в ящике с торфом при поливе взошло на 30% больше семян *B. tripartita*. Однако несмотря на это, во всех 6 вариантах опыта *B. frondosa* имела преимущество по приросту в высоту и по биомассе (в 2–3 раза) и по семенной продуктивности (в 3–5 раз). Опыт наглядно продемонстрировал более высокую конкурентоспособность инвазионного вида в сравнении с аборигенным. Поэтому данная гипотеза в случае действительной инвазии, а не просто первоначального заноса вида на новую территорию, меняется на свою противоположность и должна быть сформулирована так: «Чужеродные инвазионные виды более конкурентоспособны, чем аборигенные виды». Осенью 2007 г. нами заложен аналогичный опыт с другой парой видов *Impatiens parviflora / I. noli-tangere*, результат мы получим уже в этом году.

Гипотеза 5. Чужеродные виды могут воздействовать на виды естественных популяций биохимическими методами (Bais et al., 2003). Данную гипотезу мы экспериментально не проверяли, однако полное отсутствие естественной растительности (даже тенелюбивых видов) травяного яруса в пойменных лесах из *Acer negundo* и *Fraxinus pennsylvanica* является, хотя и косвенным, но достаточно хорошим подтверждением этой гипотезы. Предварительные опыты позволили венгерским исследователям (Solymosi, 1994) предположить, что экстракт из *Solidago canadensis* может влиять на другие сорняки как аллелопатическое средство. Никакими другими данными по аллелопатическим свойствам видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, мы не располагаем.

Гипотеза 6. Чужеродные виды образуют гибриды с аборигенными, и в результате возникает новый вид, способный к дальнейшей экспансии, а иногда и к вытеснению родительских видов. Таким образом возник, например, болотный злак *Spartina anglica* – естественный гибрид афроевропейского *S. maritima* с американским *S. alternifolia*, завезенным на южное побережье Англии и закрепившемся там в начале XIX в. Сейчас *S. anglica* стал почти космополитом – он захватил огромные пространства на побережье Англии, Франции,

Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии (Guenegou, Levasseur, 1993). Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, гибридогенным является *Reynoutria* × *bohemica* – гибрид между *R. japonica* и *R. sachalinensis*. И, действительно, гибрид в экспериментальной посадке дает больший прирост по биомассе, чем родительский вид *R. japonica.*

Amelanchier spicata, по-видимому, также является естественным гибридом между североамериканской *A. canadensis*, интродуцированной в 1590 г. из французского поселения в провинции Квебек в Канаде для Королевского ботанического сада в Париже, и введенной в культуру в 1596 г. *A. ovalis*, являющейся единственным видом ирги с европейским ареалом.

Гипотеза 7. Многовидовые сообщества более стойки к вторжению чужеродных видов, чем маловидовые (Элтон, 1960). Теоретически увеличение видового богатства значительно снижает возможности инвазии, видимо потому, что более разнообразные сообщества более полно и эффективно используют имеющееся пространство, лимитируя ресурсы в этой системе. Снижение биоразнообразия, таким образом, создает благоприятные условия для инвазий в эту систему, потенциально ускоряя потерю разнообразия и гомогенизацию биот на земном шаре. Эта гипотеза, разработанная на основе теоретического моделирования, впоследствии была подтверждена экспериментально в лабораторных условиях в микрокамерах с контролируемыми гомогенными условиями обитания. Однако правомерность этой гипотезы для естественных сообществ остается дискуссионной, поскольку экспериментальных данных, полученных именно в природных неконтролируемых условиях, до сих пор довольно мало. В связи с дискуссионностью вопроса нами был проведен эксперимент по искусственному внедрению *Bidens frondosa* в естественные сообщества с варьирующим числом слагающих их видов и с различными доминантами.

Вопреки теории оказалось, что на участках без явных доминантов и с минимальным числом видов в фитоценозе процент всхожести *Bidens frondosa* был самым низким и составлял 10%. Вовсе не проросли семена на участке без доминантов с максимальным числом видов в фитоценозе. Зато 100%-ная всхожесть наблюдалась на двух участках с монодоминированием *Zizania aquatica* L. и *Carex inflata* с числом видов 6 и 5 соответственно. В полидоминантных сообществах, независимо от числа слагающих их видов, процент всхожести составлял 10–40%. Следовательно, помимо биоразнообразия фитоценозов, не последнюю роль играет и их структурированность. Сообщество противостоит натиску чужеродных видов, если состоит из 2–3 выраженных доминирующих и 6–10 сопутствующих видов.

Гипотеза 8. Изменчивость уровня инвазибельности различных естественных сообществ зависит от числа чужеродных видов, вторгающихся в сообщество (Williamson, 1996). Думается, что эта гипотеза правомерна. Во всяком случае, число адвентивных видов, отмеченных по берегам рек, обочинам дорог и на пустырях значительно превышает их число в лесных или степных фитоценозах. Соответственно имеется прямая корреляция и между числом адвентивных и инвазионных видов. Разработка методики экспериментальной проверки этой гипотезы станет для нас очередной задачей.

Литература

Элтон Ч.С. Экология нашествий животных и растений. М., 1960. 230 с.

Bais H.P. et al. Allelopathy and exotic plants: from genes to invasion // Science. 2003. 301:1377–1380.

Baker H.G. The evolution of weeds // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. 5:1–24.

Guenegou M.C., Levasseur J.E. La nouvelle espece amphidiploide Spartina anglica. Son origine, argumentation et implications // Biogeographica. 1993. 69:125–133.

Hierro J.L. et al. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // Journal of Ecology. 2005. 93:5–15.

Solymosi P. Crude plant extracts as weed biocontrol agents // Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica. 1994. 29(3–4): 361–370.

Williamson M., Fitter A. The varying success of invaders // Ecology. 1996. 77:1661–1666.

О НЕКОТОРЫХ СВЯЗЯХ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBIACEAE*)

Гельтман Д.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Важным компонентом географического анализа любой крупной таксономической группы является анализ географических связей, т. е. дизъюнкций в распространении таксона или характера распространения викарных групп. Правда, морфологическое сходство не всегда является гарантией общего происхождения, что

демонстрируют исследования с применением молекулярных (филогеографических) методов. Тем не менее, фиксация морфологического сходства таксонов из географически удаленных регионов позволяет, по крайней мере, наметить пути дальнейших исследований.

Род *Euphorbia* L. (молочай) является одним из трех наиболее крупных родов цветковых растений, его представители распространены на всех континентах, кроме Антарктиды. Выявление родственных связей его видов может во многом прояснить историю флор Земного шара. В данной работе рассматриваются виды подрода *Esula* Pers., распространенные, главным образом, в умеренных областях Северного полушария, для которого мною недавно был предложен вариант системы в применении к внетропической Евразии (Гельтман, 2007).

Ниже приводятся некоторые примеры географических связей на основании анализа распространения таксонов различных рангов, относящихся к подроду *Esula* рода *Euphorbia*.

1. Кавказ – Атлантическая Европа – Восточная Северная Америка. Этот тип связи проявляется в очевидном сходстве трех видов из секции *Chamaebuxus* Lázaro: *E. squamosa* Willd. (Кавказ), *E. hyberna* L. (Атлантическая Европа) и *E. purpurea* (Raf.) Fernald (восток Северной Америки). Все три являются компонентами лесных сообществ, что нечасто встречается у молочаев умеренных широт. Следует отметить, что *E. purpurea* – единственный вид секции *Chamaebuxus*, распространенный в Северной Америке.

Это тип связи в определенной мере соответствует евразиатско-восточносевероамериканскому (Eurasian-Eastern North American) варианту дизъюнкций в системе Торна (Thorne, 1972), который, анализируя распространение родов, приводил в качестве примера *Castanea*, *Convallaria*, *Epigaea* и *Polygonatum*. Указанные роды, однако, распространены и в Восточной Азии, в то время как у рассматриваемых здесь видов *Euphorbia*, по-видимому, нет явно близкородственных таксонов в этом регионе. Торн также выделяет особый тип «умеренных амфиатлантических» (amphi-atlantic temperate) дизъюнкций (род *Corema*, распространенный на западе Пиренейского п-ова и востоке Северной Америки), однако эта аналогия может объяснить только сходство *E. hyberna* с *E. purpurea*.

О сходстве широколиственных лесов Кавказа и приатлантической Европы писал еще А.Н. Краснов (1891), специальную работу этой проблеме посвятил Е.М. Лавренко (1958). По-видимому, следует более внимательно отнестись к рассмотрению возможного сходства лесных сообществ указанных регионов и восточной Северной Америки, а также систематическим связям слагающих их видов. Это может служить серьезным основанием в пользу признания весьма давних амфиатлантических связей флор Евразии и Северной Америки, а также в пользу общих (пусть и очень древних) корней кавказского и аппалачского рефугиумов реликтовых видов.

2. Запад Северной Америки – Средиземноморье и Ирано-Туран. Виды из групп родства *E. brachycera* Engelm. s.l. (вкл. *E. lurida* Engelm., *E. montana* Engelm., *E. odontadenia* Boiss., *E. robusta* Engelm.) и *E. schizoloba* Engelm. s.l. (вкл. *E. incisa* Engelm.) распространены соответственно на западе и юго-западе США, а также севере Мексики. (Распространение приведено согласно Plants Database – http://plants.usda.gov/). Эти растения явно сходны с евразиатскими видами из подсекции *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh. секции *Paralias* Dumort., хотя, возможно, североамериканские таксоны следует выделить в особую подсекцию. В наибольшей степени они проявляют сходство с *E. microsciadia* Boiss. и близкими видами, распространенными в пределах Иранского нагорья.

Другим интересным примером является сходство эндемика Техаса *E. peplidion* Engelm. с обычным европейско-средиземноморским растением *E. peplus* L., имеющим широкое вторичное распространение. Экологические особенности *E. peplidion* практические исключают возможность рассматривать его как заносное производное *E. peplus*.

В уже упоминавшейся системе Торна имеется достаточно общая группа «средиземноморско-американских» (Mediterranean-American) дизъюнкций, хотя, очевидно, правильнее было бы назвать этот тип «древнесредиземноморско-западносевероамериканским». Стеббинс и Дэй (Stebbins, Day, 1966), рассматривавшие этот тип связи, объясняли его миграцией растений через Берингию, однако Торн считал это маловероятным.

3. Дизъюнкции в пределах Древнесредиземноморского флористического подцарства. В пределах Средиземноморской и Ирано-Туранской флористической областей (Древнесредиземноморское флористическое подцарство по А.Л. Тахтаджяну (1978) наблюдается значительное разнообразие видов подрода *Esula*, причем некоторые секции и подсекции являются для них почти эндемичными. В пределах этих областей наблюдается целый ряд интересных дизъюнкций.

Наличие в Западном Средиземноморье видов из преимущественно Ирано-туранских секций, подсекций и групп родства. Как пример такой дизъюнкции можно привести произрастание на востоке Пиренейского полуострова *E. isatidifolia* Lam. – вида из секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh., основное разнообразие которой приходится на Гималаи, Тибет и горную Среднюю Азию (Байков, 2000). Другим примером является *E. serrata* L., довольно широко распространенный в европейской и североафриканской частях Западного Средиземноморья и принадлежащий к секции *Chylogala* (Fourr.) Prokh., центр разнообразия которой расположен в Иранском нагорье, а часть видов встречается в горной Средней Азии и в Гималаях. На уровне групп родства можно отметить викарирующие близкие виды *E. ceratocarpa* Ten. (юг Аппенинского п-ова, Сицилия), *E. orientalis* L. (главным образом Армянское нагорье), *E. cornigera* Boiss. (Кашмир).

Ирано-туранские виды в Западном Средиземноморье. Этот тип связи подробно рассмотрен Дэвисом и Хеджем (Davis, Hedge, 1971). Из молочаев с таким типом распространения следует прежде всего отметить *E. arvalis* Boiss. et Heldr., основной ареал которого расположен на востоке Анатолии, западе Иранского нагорья, юге Закавказья. Западносредиземноморская часть ареала включает два фрагмента: в горах Атласа и на востоке Пиренейского п-ова (нагорье Серрания-де-Куэнка); западносредиземноморские растения иногда рассматриваются как subsp. *longistyla* (Litard. et Maire) Molero, Rovira et Vicens (Molero et al., 1996).

Несколько иной тип распространения характерен для *E. phymatosperma* Boiss. et Gail. Один из фрагментов ареала находится на востоке Анатолии, западе Иранского нагорья, Восточном Средиземноморье (Сирия и Палестина), с этим фрагментом связан очень близкий вид *E. hyrcana* Grossh., описанный из Талыша. Помимо этого, данный вид встречается на севере Греции, юге Италии, Алжире и Марокко. Балканские и западносредиземноморские представители этого вида иногда относят к subsp. *cernua* (Boiss.) Vindt. (Med-Checklist, 1986).

4. Морфологически сходные виды в различных горных системах Евразии. При анализе целого ряда таксономических групп в пределах подсекции *Esula* Boiss. секции *Esula* Dumort. выявляются ряды сходных морфологических форм, рассматриваемых как виды и распространенные в достаточно удаленных горных системах Евразии.

Как пример можно привести виды с б.м. широкими эллиптическими или яйцевидно-эллиптическими листьями с закругленным или клиновидным основанием, распространенные в горных системах Евразии и близи их: *E. androsaemifolia* Schlecht. (запад Пиренейского п-ова), *E. imperfoliata* Vis. (горы Балканского п-ова), *E. iberica* Boiss. (Кавказ), *E. glomerulans* Prokh. (Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памиро-Алай), *E. thyrsoidea* Boiss. (Гималаи).

Другим примером является распространение в видов с б.м. широкими эллиптическими или яйцевидно эллиптическими листьями с сердцевидным основанием: *E. nevadensis* Boiss. et Reut. (Пиренейский п-ов), *E. agraria* Bieb. (Среднедунайская низменность, часть Балкан, Украина, часть Поволжья), *E. sewerzowii* Herd. ex Prokh. (Тянь-Шань).

Отмеченные виды очень сходны морфологически и часто различаются лишь характером изменчивости, они вполне могут рассматриваться как подвиды. Пока остается открытым вопрос, являются ли они фрагментами обширного ареала предкового вида либо могли произойти независимо.

4. Евразиатские степные виды и их викарианты в Западной Европе. В Западном Средиземноморье и на западе Европы известен целый ряд территорий, на которых встречаются довольно многочисленные евразиатские степные виды или их викарианты (Gamarra, Moutoto, 1999). Одной из таких территорий считается средиземноморское побережье Франции, где произрастает *E. tenuifolia* Lam., морфологически очень сходный с восточноевропейским степным видом *E. leptocaula* Boiss. Во внутренних долинах Альп, на границе Италии и Франции – другом «степном» анклаве – произрастает чрезвычайно полиморфный (что нашло отражение в его названии) *E. variabilis* Cesati, сочетающий признаки степных видов *E. caesia* Kar. et Kit. и *E. subtilis* Prokh., а в некоторой степени – и *E. pseudagraria* P. Smirn. Балканский эндемик *E. pancicii* Beck весьма сходен с уже упоминавшимся *E. subtilis*.

Степная зона является достаточно древней. По мнению Лавренко (1951), открытые ландшафты с растительностью типа саванн или степей существуют с миоцена, в степи современного характера стали формироваться, по-видимому, с плиоцена. Именно плиоценовый возраст, скорее всего, характерен для указанных выше видов, хотя отдельные миграции могли осуществляться и в четвертичном периоде.

Представленные выше примеры дизъюнкций свидетельствуют о древности не только рода *Euphorbia* и его подрода *Esula* (в чем особых сомнений нет), сколько многих его групп родства, таксономических различаемых на уровне секций, подсекций или рядов. Евразиатско-североамериканские дизъюнкции вообще ставят вопрос об очень древнем возрасте отдельных секций и подсекций подрода *Esula* – по крайней мере неогеновом.

Есть достаточно оснований считать, что эволюция подрода *Esula* проходила главным образом в области Древнего Средиземья в самом широком его понимании (Попов, 1927, 1929, 1963 и др.). Расцвет и максимально широкое распространение тех или иных групп родства был, по-видимому, связан с отдельными периодами, характеризовавшимися соответствующими климатическими условиями. При изменении климата значительная часть таксонов вымирала или существенно сокращала ареал, оставляя, однако, в этом случае «следы» в виде дизъюнкций или викарирующих таксонов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00848).

Литература

Байков К.С. Система секции *Holophyllum* рода *Euphorbia* // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 5. С. 44–47.

Гельтман Д.В. Конспект системы подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) внетропической Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 224–240.

Краснов А.Н. Нагорная флора Сванетии и особенности ее группировки в зависимости от современных условий жизни и влияния ледникового периода. Предварительный отчет о летней экскурсии по Сванетии // Изв. Русск. геогр. общ. 1891. Т. 27. С. 357–383.

Лавренко Е. М. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // Изв. АН СССР, сер. геогр. 1951. № 2. С. 17–28.

Лавренко Е.М. О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 9. С. 1237–1253.

Попов М.Г. Основные черты развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиатск. гос. ун-та. 1927. Т. 15. С. 239–292.

Попов М.Г. Род *Cicer* и его виды. К проблеме происхождения средиземноморской флоры // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1929. Т. 29. № 1. С. 1–240.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. М., 1963. 135 с.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Davis P.H., Hedge I.C. Floristic links between N.W. Africa and S. W. Asia // Ann. Naturh. Mus. Wien. 1971. Bd. 71. S. 43–57.

Gamarra R., Montouto O. Distribution of steppic plants in the western Mediterranean and adjacent regions // Acta Bot. Fennica. 1999. Vol. 162. P. 125–128.

Med-Checklist: a critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries. Geneve, 1986. Vol. 3. xiv+395 p.

Molero J., Rovira A.M., Vicens J. Euphorbia L. sect. *Cymatospermum* (Prokh.) Prokh. (Euphorbiaceae) en la Peninsula Ibérica Morphologia de la semillas. Precisiones taxonómicas y chorológicas sobre algunos táxones críticos // Anales Jard. Bot. Madrid, 1996. Vol. 54. N 1. P. 207–229.

Stebbins G.L., Day A. Cytogenetic evidence for long continued stability in the genus *Plantago* // Evolution. 1967. Vol. 21. N 3. P. 409–428.

Thorne R.F. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants // Quart. Rev. Biol. 1972. Vol. 47. N 4. P. 365–411.

СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ ЦЕЛИННЫХ СТЕПЕЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

Григорьевская А.Я., Прохорова О.В.

Воронеж, Воронежский госуниверситет

Степные ландшафты в структуре географической оболочки представляют в настоящее время природные образования, оставшиеся на месте широко распространенных еще в недавнем прошлом зональных комплексов. Сегодня их уникальный характер определяется сравнительно малой площадью, фрагментарностью размещения и принадлежностью к различным физико-географическим условиям.

Трехсотлетнее давление хозяйственной деятельности на степные ландшафты Воронежской области создало реальную угрозу потери эталонных участков степей, крайне необходимых для объективной оценки масштабов и глубины трансформации и деградации современных антропогенных ландшафтов, на основе сопоставления современных экопараметров травянистых сообществ с эталонными. Реализация такого подхода возможна в результате организации экологического мониторинга степных ландшафтов, представляющего «систему регулярных наблюдений (контроля) за рационально подобранным спектром наиболее экологически значимых параметров компонентов ландшафтов, позволяющая делать выводы относительно негативных тенденций изменения их биопродуктивности, качества и комфортности для биоты и человека» (Двуреченский, 2004).

Сокращение степного биома сделало крайне актуальной необходимость сохранения биоразнообразия и защиты степных экосистем, что подчеркивают многочисленные публикации (Модкович и др., 1997; Тишков и др., 1997; Чибилев, 1998).

В настоящее время можно наблюдать феномен перехода степи из положения доминирующей на плакорах растительности на положение антропогенного реликта, в основном уцелевшего на «неудобных» землях типа долинных и балочных склонов, выходов коренных пород и в немногих особо охраняемых природных территориях (ООПТ) (Юрцев, 1993). Очевидно, в обозримом будущем следует ориентироваться на увеличение количества степных участков за счет перевода нерентабельной (бросовой) пашни в кормовые угодья. Ускорение восстановления степной и луговой растительности возможно с помощью метода «агростепи» (Дзыбов, 2001; Юнусбаев, 2001 и др.)

Поддержание фиторазнообразия степей является важнейшей составной частью сохранения генофонда кормовых, лекарственных, декоративных видов растений. Среди окультуренного ландшафта Воронежской области степные сообщества стали одним из самых редких.

Флора степей Воронежской области А.Я. Григорьевской изучалась на протяжении 30 лет, а в период с 1999 по 2007 гг. совместно с О.В. Прохоровой выполнена инвентаризация флоры пяти целинных степей: Владимировской (50°40′ с.ш., 39°01′ в.д.) – Острогожский район, Хреновской (51°06,5′ с.ш., 40°19′48″ в.д.) – Бобровский, Краснянской (51°02,5' с.ш., 41°08'25″ в.д.) – Новохоперский, Волокоповской (49°51′06″ с.ш., 39°21′33″ в.д.) – Кантемировский, Хрипунской (49°35′17″ с.ш., 40°24′12″ в.д.) – Богучарский.

Таблица 1

Соотношение антропотолерантных групп во флоре степей Воронежской области

Название антропотолерантных групп	Общее число видов		Число видов в степях									
			Владимировская		Хреновская		Краснянская		Волоконовская		Хрипунская	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Индигенофит	442	57,6	200	49,6	227	46,6	259	54,0	273	51,7	156	47,6
Апофит	285	36,8	182	45,2	227	46,6	203	42,3	224	42,4	157	47,8
Эпекофит	22	2,9	11	2,7	17	3,5	9	1,9	17	3,2	8	2,4
Агриофит	19	2,7	10	2,5	16	3,3	9	1,8	14	2,7	7	2,1
Итого	768	100	403	100	487	100	480	100	528	100	328	100

Таблица 2

Адвентивные растения степей Воронежской

Название вида	Антропотол. группа	Тип ареала	Экологический тип	Жизненная форма
Acer negundo	агриофит	североамериканский	мезофит	двулетник
Amaranthus retroflexus	эпекофит			однолетник
Ambrosia trifida				
Atriplex hortensis		евразиатский		
Atriplex tatarica				
Avena fatua		средиземноморский		
Bidens frondosa	агриофит	североамериканский		
Bromus japonicus		евразиатский		
Bromus squarrosus				одно-двулетник
Bunias orientalis		средиземноморский		двулетник
Camelina pilosa	эпекофит	европейский		однолетник
Centaurea cyanus	агриофит	космополит		
Chenopodium strictum	эпекофит	евразиатский		
Conyza canadensis	агриофит	североамериканский		
Corispermum hyssopifolium		европейский	ксерофит	
Echinochloa crusgalli	эпекофит	космополит	мезофит	
Epilobium ciliatum	агриофит	североамериканский		кистекорневой мн.
Epilobium pseudorubescens		голарктический		
Eragrostis minor		космополит	мезоксерофит	однолетник
Euphorbia cyparissias		европейский		корнеотпрысковый мн.
Lactuca serriola	эпекофит	евразиатский	мезофит	однолетник
Lactuca tatarica		азиатский	мезоксерофит	корнеотпрысковый мн.
Lepidium densiflorum	агриофит	североамериканский		одно-двулетник
Lepidotheca suaveolens	эпекофит		мезофит	однолетник
Malva pusilla		евразиатский		
Oenothera biennis	агриофит	североамериканский	псаммофит	двулетник
Onopordum acanthium	эпекофит	евразиатский	мезофит	
Orobanche cumana	агриофит		мезоксерофит	паразит
Phalaris canariensis	эпекофит	средиземноморский	мезофит	однолетник
Polygonum aviculare	агриофит	космополит	псаммофит	
Psathyrostachys juncea		азиатский	ксерофит	дерновинный мн.
Sambucus ebulus		евразиатский	мезофит	корневищный мн.
Saponaria officinalis				
Senecio vernalis	эпекофит		ксеромезофит	однолетник
Setaria pumila		космополит	мезофит	
Setaria viridis				
Silene dichotoma		европейский		двулетник
Stachys annua		средиземноморский	мезоксерофит	однолетник
Thlaspi arvense		евразиатский	мезофит	
Xanthium spinosum		космополит		
Xanthium strumarium				

С учетом литературных сведений (Комаров, 1931; Камышев, 1971; Агафонов, 2003) и современного обследования флора изученных степей составляет 810 видов высших сосудистых растений (Прохорова, Григорьевская, 2007). Из них 42 вида растений нами не обнаружено, тем не менее, их нельзя считать исчезнувшими, так как требуется более детальное обследование в разные годы и сроки вегетации растений от ранней весны и до поздней осени. Современный сводный конспект флоры Владимировской, Хреновской, Краснянской, Волоконовской и Хрипунской степей насчитывает 768 видов сосудистых растений. Флора небольших территорий общей площадью 224 га, в том числе: Владимировской – 6 га (403 вида), Хреновской – 80 га (487 видов), Краснянской – 100 га (480 видов), Волоконовской – 25 га (528 видов) и Хрипунской – 13 га (328 вида); составляет 35,1% от флоры Воронежской области численностью 2187 видов (Григорьевская, Прохорова, 2006).

Продолжительная антропогенная трансформация степных экосистем связана с обеднением природной и обогащением их синантропной флоры. В настоящее врямя антропогеогенез стал ведущим фактором в эволюции биоты всей планеты и его следствием является «гомогенизация» биосферы, обеднение и снижение устойчивости растительного покрова, сокращение потенциальных возможностей эволюции, флорогенеза и т. д. (Горчаковский, 1979, 1984; Исаков и др., 1980; Вальтер, 1982; Миркин, Наумова, 2001). Поэтому изучения антропогенной трансформации (синантропизации) флоры степей является первоочередной задачей. «Процесс синантропизации флоры и растительности идет во всем мире, адвентивные виды повсюду приходят на место аборигенных, а сообщества синантропных растений сменяют естественные. Повернуть этот процесс вспять уже невозможно» (Тихомиров, 1989, с. 3). В целях сохранения фиторазнообразия и стабильного функционирования степных экосистем надо изучить этот процесс и дать оценку роли и места синантропного комплекса в составе ее флоры.

Анализ флоры степей по группам антропотолерантности (см. табл. 1) показал, что индигенофитная – 444 вида, или 57,55% является доминирующей. Однако значительный вес имеет апофитная – 285 видов, или 36,85%. Адвентивная группа насчитывает всего лишь 41 вид, или 5, 59%, которые почти в равном количестве распределились между эпекофитами – 22 вида и агриофитами – 19 видов.

Адвентивная группа принадлежит к отделу *Magnoliophyta* – покрытосемянных. Лидирующими являются четыре крупных семейства Средней России: *Asteraceae* (11 видов), *Poaceae* (9), *Brassicaceae* (4) и *Chenopodiaceae* (4), а в других семействах числятся: *Onagraceae* (3), *Caryophyllaceae* (2), остальных девяти – по 1 виду. Совсем отсутствуют семейства, содержащие только адвентивные виды, которые характерны для урбоэкосистем, как например: *Portulaceae, Berberidaceae, Cucurbitaceae* и т. д.

Меняется спектр жизненных форм заносных видов по сравнению с аборигенной флорой. В основном заносные виды являются однолетниками-двулетниками (34 вида). Среди эпекофитов имеются потенциальные сорняки (*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.), виды аллергены (*Ambrosia artemisiifolia* L.). Адвентивные виды в основном принадлежат к азиатскому, евразиатскому и североамериканскому типу ареалов (см. табл. 2), что подтверждает их широкую экологическую амплитуду.

В каждой степи адвентивная группа составляет: Владимировская – 5,21%, Хреновская – 6,78%, Краснянская – 3,76%, Волоконовская – 5,87%, Хрипунская – 4,57%.

Анализ адвентивной группы растений, как в общем флористическом списке степей, так и по каждой из них показывает незначительную степень нарушенности растительного покрова. Такое положение, видимо, объясняется не только снижением антропогенной нагрузки в последние 20 лет, но и устойчивостью степных экосистем. Малочисленные однолетники не оказывают влияния на структуру фитоценозов и ютятся по тропам, обочинам дорог, кротовинам, экотонным окраинам степи. Их влияние проявляется в увеличении списка флоры и изменении структуры жизненных форм.

Литература

Агафонов В.А. К флоре Краснянских степей // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия, биология, фармация. 2003. № 2. С. 91–94.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.

Горчаковский П.Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование. Экология. 1984. № 5. С. 3–16.

Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697–1713.

Григорьевская А.Я., Прохорова О.В. Сосудистые растения Воронежской области. Воронеж, 2006. 145 с.

Двуреченский В.Н. Геоэкологический мониторинг ландшафтов Центрального Черноземья. // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. 2004. № 1. С. 91–99.

Дзыбов Д.С. Метод агростепей: ускоренное восстановление природной растительности. Саратов, 2001. 40 с.

Исаков И.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М., 1980. 226 с.

Камышев Н.С. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области. Науч. зап. Воронеж. отд-ния Всесоюз. бот. о-ва. 1971. С. 31–54.

Комаров Н.Ф. Хрипунская степь // Двадцать пять лет научно-педагогической и общественной деятельности Б. А. Келлера (1902–1927). Воронеж, 1931. С. 321–335.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентизация растительности: инвазивные виды и инвазибельность сообществ // Успехи совр. биологии. 2001. Т. 121. № 6. С. 550–562.

Мордкович В.Г., Гиляров А.М., Тишков А.А., Баландин С.А. Судьба степей. Новосибирск, 1997. 208 с.

Прохорова О.В., Григорьевская А.Я. Биогеографические особенности флоры степей Воронежской области // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Серия география и геоэкология. Воронеж, 2007. № 2. С. 29–38.

Тихомиров В.Н. Актуальные задачи изучения адвентивных и синантропных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещ., 1–3 февр. 1989 г. М., 1989. С. 3–6.

Тишков А.А., Шеремет Л.Г. Экологическая реставрация нарушенных экосистем как элемент формирования природоохранного каркаса степного региона // Принципы формирования сети особо охраняемых природных территорий Белгородской области. Белгород–Борисовка, 1997. Ч. 1. С. 34–36.

Чибилев А.А. Степи Северной Евразии: (эколого-географический очерк и библиография). Екатеринбург, 1998. 192 с.

Юнусбаев У.Б. Оптимизация нагрузки на естественные степные пастбища. Саратов, 2001. 48 с.

Юрцев Б.А. Степи Евразии: исчезающий биом? // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.–Москва, 1993. 145 с.

СРАВНЕНИЕ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ ФЛОР СРЕДНЕРУССКОЙ И ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ

Еленевский А.Г. [1], Радыгина В.И. [2]

[1] Москва, Московский педагогический государственный университет
[2] Орел, Орловский государственный университет

Хотя флоры карбонатного грунта Среднерусской и Приволжской возвышенностей занимались многие исследователи (Абрамова, 1968; Володина, 1978; Хмелев, Кунаева, 1999; Масленников, 2001; Радыгина, 2003; Агафонов, 2006 и др.), кроме того, сведения о кальцефитах приводятся во многих современных региональных флорах (Губанов и др., 1995; Еленевский и др., 2001, 2004, 2005; Маевский, 2006), сравнительная характеристика кальцефитов этих регионов не давалась, поэтому в этой работе мы приводим данные наших исследований.

На территории Русской равнины прослеживается некоторая закономерность в распространении кальцефитов в меридиональном и широтном направлениях. Процент их включения во флору, например, Среднерусской возвышенности увеличивается с севера на юг в зональном направлении от 18–20 до 31%, поскольку основная составляющая экоценотическая группа кальцефитов – растения степной зоны. На Правобережье Волги, в соседних Ульяновской и Саратовской областях эта особенность почти не выражена из-за небольшой разницы физико-географических условий. Однако процент кальцефитов в Саратовской области значительно повышается за счет проникновения полупустынных элементов (галофитов) флоры.

При сравнении кальцефильных флор Среднерусской и Приволжской возвышенностей, выделяются две региональные флористические группы:

1. Виды Среднерусской возвышенности – 30 видов, что составляет ~ 7% от общего числа кальцефильной флоры (455 видов).

2. Кальцефиты Приволжской возвышенности – 44 вида, что составляет ~ 10%.

Эти группы демонстрируют своеобразие не только кальцефильной, но всей флоры этих двух крупных регионов Русской равнины.

Виды, встречающиеся на Среднерусской возвышенности: *Agrostis pseudoalba* Klok., *A. sabulicola* Klok., *Alyssum gmelinii* Jord., *A. hirsutum* Bieb., *Ajuga laxmannii* (L.) Benth., *Anagallis arvensis* L., *Anchusa leptophylla* Roem. et Schult., *Androsace villosa* L. subsp. *taurica* (Ovcz.) Fed., *Anthericum ramosum* L., *Asyneuma canescens* (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schrenk, *Betula humilis* Schrank var. *cretacea* Litv., *Bupleurum multinerve* DC., *Clematis recta* L., *Consolida orientalis* (J. Gay) Schroding., *Cornus sanguinea* L., *Cruciata laevipes* Opiz., *Daphne cneorum* L. subsp. *jilia* (K.-Pol.) Radyg., *D. sophia* Kalen., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev, *Delphinium sergii* Wissjul., *Dianthus pseudoarmeria* Bieb., *Hackelia deflexa* (Wahlenb) Opiz., *Helianthemum canum* (L.) Hornem., *Linum hirsutum* L., *Potentilla pimpinelloides* L., *Rosa jundzillii* Bess., *R.* × *oscolensis* Busunova et Grigorjevskaya, *R. rubiginosa* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Thymus pulegioides* L.

Виды, встречающиеся на Приволжской возвышенности: *Anthemis trotzkiana* Claus, *Arenaria koriniana* Fisch. et Fenzl, *Asparagus verticillatus* L., *Aster alpinus* L., *Astragalus brachylobus* DC., *A. helmii* Fisch., *A. glaucus* Bieb. subsp. *zingeri* (Korsh.) Radyg., *A. wolgensis* Bunge, *Crambe aspera* Bieb., *Delphinium puniceum* Pall., *D. rigidus* Bieb., *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski subsp. *pruinifera* (Nevski) Tzvel., *Euphorbia glareosa* Pall. ex Bieb., *E. subcordata* C.A. Mey. ex Ledeb., *Globularia elongata* Hegetschw., *Goniolimon elatum* (Fisch. ex Spreng.) Boiss., *Hedysarum biebersteinii* Chrtkova-Zertova, *H. gmelinii* Ledeb., *H. razoumovianum* Fisch. et Helm., *Isatis costata* C.A. Mey., *Jurinea cretacea* Bunge., *Juniperus sabina* L., *Lappula barbata* (Bieb.) Guerke., *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *L. ramosus* (Trin.) Tzvel., *Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woron. ex Pavl., *Medicago cancellata* Bieb., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *Petrosimonia monandra* (Pall.) Bunge., *Potentilla eversmanniana* Fisch. ex Ledeb., *Rindera tetraspis* Pall., *Salsola laricina* Pall., *Scabiosa isetensis* L., *Scorzonera austriaca* Willd., *S. mollis* Bieb., *Silene baschkirorum* Janisch., *S. cserei* Baumg., *S. hellmannii* Claus, *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb., *Trachomitum sarmatiense* Woodson, *Tragopogon cretaceus* S. Nicit., *T. dasyrrhynchus* Artemcz., *Veronica multifida* L.

Большинство видов-кальцефитов свойственно обеим возвышенностям. Их 381 вид, что составляет 84% от общего числа кальцефитов. Некоторые виды более ограничены в своем распространении. Например, *Mat-*

thiola fragrans Bunge, *Potentilla longipes* Ledeb., *Helianthemum rupifragum* A. Kerner, *Marrubium praecox* Janka, *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad., *Artemisia salsoloides* Willd., *A. santonica* L., *Thymelea passerina* (L.) Coss. et Germ., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb. и другие, характерные виды для Приволжской возвышенности, на Среднерусской возвышенности встречаются лишь в пределах Белгородской и Воронежской областей; некоторые заходят лишь на территорию Воронежской области. Это *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil., *A. delicatulum* Siev., *A. globosum* Bieb. et Redoute., *A. lineare* L., *Asparagus verticillatus* L., *Ferula caspica* Bieb., *F. tatarica* Fisch. ex Spreng., *Linaria macroura* (Bieb.) Bieb., *Linum austriacum* L., *Lepidium meyeri* Claus., *Onosma polychromum* Klok. ex M. Pop., *Serratula gmelinii* Tausch, *Silene cretacea* Tisch.ex Spreng., *S. supina* Bieb., *Psephellus carbonatus* (Klok.) A. Jelen. et Radyg., *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvel. и др.

Некоторые виды, иллюстрирующие связи двух возвышенностей, встречаются лишь в пределах Волгоградской и Воронежской областей: *Campanula rapunculus* L., *Hedysarum cretaceum* Fisch., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, или Воронежской и Саратовской областей: *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC.; Ульяновской и Белгородской областей: *Astragalus jelenevskyi* Sytin. А также следует отметить виды, характерные для Среднерусской возвышенности, очень редко встречающиеся на Приволжской возвышенности. Это *Erucastrum galicum* (Willd.) O.E. Schulz, *Campanula altaica* Ledeb., или отмеченные на Приволжской возвышенности лишь в Саратовской области, это *Lepidium campestre* (L.) R. Br.

Литература

Абрамова Т.И. Анализ флоры меловых обнажений р. Дон на территории Ростовской и Волгоградской областей // Ботанические исследования. Ростов-на-Дону, 1968. С. 76–81.

Агафонов В.А. Степные, кальцефильные, псаммофитные и галофитные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж, 2006. 250 с.

Володина Н.Г. К флоре меловых обнажений Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 142–147.

Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М., 1995. 560 с.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2 изд. М., 2005. 214 с.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 274 с.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). М., 2004. 120 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.

Масленников А.В. Распространение видов кальцефильной флоры в центральной части Приволжской возвышенности // Флористические исследования в центральной России на рубеже веков: Материалы науч. совещ. М., 2001. С. 89–92.

Радыгина В.И. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории: Автореф. дис. …д-ра биол. наук. М., 2003. 51 с.

Хмелев К.Ф., Кунаева Т.И. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1999. 215 с.

ФЛОРА РЕЛИКТОВЫХ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ УРАЛА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Золотарева Н.В.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Горные степи – характерный и очень своеобразный элемент растительного покрова Уральской горной страны. В пределах лесной зоны горные степи имеют реликтовую природу, характеризуются изолированными, островными местообитаниями, встречаясь только на основных и ультраосновных горных породах, занимают склоны южных экспозиций, где их существование обусловлено эдафическим фактором.

Исследования проводились в северной части Челябинской области, на склонах гор, занимающих крайнее восточное положение в системе Уральского хребта (Ильменские горы, Вишневые горы, горы Сугомак, Егозинская, Потанины горы, крутой берег оз. Тургояк, гора Маук). Собственные данные были дополнены информацией из литературных источников (Сочава, 1945; Ерохина, 2003; Куликов, 2005). Совокупная флора всех анклавов насчитывает 305 видов сосудистых растений, относящихся к 170 родам и 43 семействам. Видовое богатство исследуемой степной флоры сопоставимо с видовым богатством островных степей Южной Сибири (флора Ольхонской и Убсунурской степей насчитывает 342 и 361 вид соответственно (Пешкова, 2001), степная флора Тункинской котловины – 323 вида, Канской лесостепи – 362 вида (Положий и др., 2002).

Параметры флор отдельных анклавов находятся в зависимости от их размеров: так, от Маукского к Ильменскому анклавам возрастает число семейств, родов и видов, увеличивается среднее число видов в роде,

пропорции флоры приближаются к параметрам совокупной флоры горных степей (табл. 1). Увеличение видового богатства и таксономического разнообразия в рассматриваемом ряду напрямую связано с увеличением площади и как следствие – с возрастанием экотопического разнообразия местообитаний степной растительности в условиях горного рельефа.

Таблица 1

Таксономическое разнообразие и пропорции флоры исследованных степных анклавов

Название степного анклава, площадь в га	Абсолютное число семейств : родов: видов	Пропорции флоры семейство : род: вид	Среднее число видов в роде
Маукский, 0,1	23:60:80	1:2.5:3.5	1.3
Тургоякский, 7	29:81:124	1:2.8:4.3	1.5
Потанинский, 17	33:96:137	1:2.9:4.1	1.4
Егозинский, 26	33:99:141	1:3:4.3	1.4
Вишневогорский, 43	35:130:201	1:3.7:5.7	1.6
Ильменский, 86	37:138:234	1:3.7:6.3	1.7
Совокупная флора горных степей	43:170:305	1:3.95:7.1	1.8

Таксономические спектры (табл. 2) флоры наиболее крупных анклавов характеризуются присутствием в первой триаде семейства *Rosaceae*, а во второй – *Fabaceae,* которое занимает 4–6 места и указывает на степные черты флоры (Хохряков, 2000). В совокупной флоре горных степей семейство *Fabaceae* выходит в первую триаду, повышение ранга этого семейства в результате суммирования видового состава связанно с неравномерным распределением бобовых по отдельным анклавам. От типичных степных флор исследуемая флора отличается небольшим разрывом между числом видов в семействах *Rosaceae* и *Fabaceae*, а также отсутствием среди ведущих семейств *Chenopodiaceae* и *Liliaceae*. Сходство таксономической структуры флор отдельных анклавов подтверждается значениями коэффициента ранговой корреляции Кендэла, которые изменяются от 0,65 до 0,81.

В родовом спектре флоры горных степей Урала преобладают одновидовые роды (108), которые включают 35,4% всех видов, 32 рода содержат по 2 вида, 13 родов по 3 вида, 6 родов по 4 вида. Многовидовые роды (насчитывающие 5–12 видов) представлены *Artemisia* (12 видов), *Potentilla* (11 видов), *Carex* (6 видов), *Thymus, Euphorbia* (по 5 видов) и др. Набор многовидовых родов исследуемой флоры отражает ее специфические черты: ведущее положение родов *Artemisia* и *Potentilla* сближает данную флору с приенисейскими лесостепями. Г.А. Пешкова (2001) указывает, что повышенная доля участия рода *Potentilla* в родовом спектре горных степей Южной Сибири связана с влиянием лесного окружения степных островов, по мнению Л.И. Малышева (1972) обилие видов р. *Potentilla* увеличивается в горных районах с континентальным климатом. В нашем случае справедливы оба утверждения: из 11 видов рода *Potentilla* в исследуемой флоре 5 являются лесо-луговыми и луговыми растениями, бореальными – по широтному распространению, а 6 – петрофитно-степными видами, приуроченными к каменистым горным склонам и скалам.

Таблица 2

Соотношение ведущих семейств во флоре горных степей Урала

Семейство	Совокупная фора горных степей	Степной анклав (число видов / ранг)					
		Ильменский	Вишневогорский	Егозинский	Потанинский	Тургоякский	Маукский
Asteraceae	50/1	35/1	34/16	20/1	24/1	14/2–4	10/3
Poaceae	33/2	26/2	22/2	18/2	17/2	14/2–4	11/1–2
Fabaceae	29/3	19/4–5	17/4	9/5-6	12/4	17/1	8/4
Rosaceae	28/4	23/3	18/3	17/3	14/3	14/2–4	11/1–2
Caryophyllaceae	20/5	19/4–5	13/5	12/4	8/5	10/5	6/5
Scrophulariaceae	15/6	11/7	9/8	9/5–6	6/7	7/6	2/10–13
Lamiaceae	14/7	12/6	10/6–7	6/7	5/8–9	6/7	4/7–8
Brassicaceae	12/8	9/8	10/6–7	4/9–10	3/11–13	4/10	1/14–23
Apiaceae	9/9	7/10–11	4/13–16	3/11–13	1/19–33	3/11–13	1/14–23
Boraginaceae	8/10–11	7/10–11	7/9	2/14–21	3/1–13	0	2/10–13
Ranunculaceae	8/10–11	8/9	6/10–11	4/9–10	7/6	5/8–9	3/9

Сходство видового состава степных анклавов невелико – коэффициент Жаккара изменяется от 0,30 до 0,59. Каждое местообитание степной растительности имеет уникальный набор видов, который определяется горной породой, ориентацией склонов и соответственно микроклиматом. К дифференциальным видам, найденным только в одном из местообитаний, могут относиться не только эндемики и реликты, преимущественно обитающие в каменистых степях, но и синантропные виды, состав которых зависит от степени антропогенной нагрузки и окружающей растительности.

Таблица 3

Количественные характеристики степени сходства флоры степных анклавов (над диагональю – число общих видов, под – значение коэффициента Жаккара)

Анклавы	Вся флора	Ильм.	Вишнев.	Егоз.	Потан.	Тург.	Маук.
Вся флора	305	234	201	141	137	124	80
Ильменский	0,77	–	161	124	130	106	73
Вишневогорский	0,66	0,59	–	118	117	101	69
Егозинский	0,46	0,49	0,53	–	100	80	64
Потанинский	0,45	0,54	0,53	0,56	–	81	65
Тургоякский	0,41	0,42	0,45	0,43	0,45	–	53
Маукский	0,26	0,30	0,33	0,41	0,43	0,35	–

Наибольшее число дифференциальных видов (44) включает флора степных фитоценозов Ильменских гор. Только здесь отмечены такие эндемики и реликты как *Minuartia helmii, Aulacospermum multifidum, Oxytropis approximata, Spiraea hypericifolia, Patrinia sibirica, Silene chlorantha, Aster amellus* и др. С уменьшением площади степного анклава сокращается и число дифференциальных видов. В степных фитоценозах Вишневых гор насчитывается 27 видов этой группы: *Astragalus onobrychis, A. falcatus, Agropyron kazachstanicum, Viola accrescens* и др. Большая часть специфичных видов в данном местообитании относится к синантропным: *Erigeron acris, Echium vulgare, Camelina microcarpa, Convolvulus arvensis, Leonurus quinquelobatus, Setaria viridis* и др. Значительно меньше дифференциальных видов отмечено в Егозинском анклаве (6), это – *Scabiosa isetensis, Asperula petraea, Orobanche caerulescens*, сюда можно отнести и *Noccaea cochleariformis*, встречающуюся также и в Маукском анклаве, так как на территории Южного Урала известно лишь 3 местонахождения этого вида. Тургоякский анклав содержит 12 дифференциальных видов, из которых все, кроме четырех (*Galium hexanarium, Ephedra distachya, Stipa tirsa, Potentilla approximata*) являются синантропными. Дифференциальные виды Потанинского анклава, растительность которого находится на поздних стадиях зарастания и уже не содержит каменистых степей, относятся к лесо-луговой группе (*Potentilla chrysantha, Crepis praemorsa* и др.).

В спектре жизненных форм совокупной флоры горных степей преобладают травянистые поликарпики, среди них ведущее положение занимают корневищные виды, стержнекорневые составляют вторую по численности группу. Характерной особенностью горностепной флоры является присутствие значительного числа кустарников и полукустарничков. Сравнивая биоморфологические спектры отдельных степных анклавов, можно сказать, что соотношение различных жизненных форм в каждом из них примерно одинаково. Исключение составляют только малолетники; так как из 47 видов совокупной флоры 30 – синантропные, их количество во флоре обусловлено степенью антропогенного воздействия. Наибольшая доля малолетников отмечена в Тургоякском и Вишневогорском анклавах.

Островные степи испытывают влияние окружающей их луговой и лесной растительности, что отражается в экологической и ценотической структуре. В совокупной степной флоре преобладают ксеромезофиты (36,7%), значительно представлены мезоксерофиты (27,5%) и мезофиты (25,9%), ксерофиты не многочисленны (8,9%), отмечено небольшое число гигромезофитов (1,0%). В ценотическом спектре на первом месте находятся степные и петрофитно-степные виды (32,1%), лугово-степные растения (24,6%) занимают второе место, существенна доля луговых растений (12,1%), скальные, лесо-луговые, лесные, лесостепные, рудеральные и сегетальные растения представлены незначительно.

Соотношение экологических и ценотических типов в каждой из исследованных флор имеет свои особенности, связанные с крутизной и экспозицией склонов, фитоценотической структурой анклавов. Так, наиболее мезофильной является флора Вишневогорского анклава, так как здесь хорошо представлены заросли степных кустарников, дающие прибежище большому количеству луговых и лугово-лесных мезофитов. Наиболее ксерофильна флора г. Сугомак и г. Егозинская, что обусловлено большой крутизной склонов, и как следствие – преобладанием каменистых степей.

В состав флоры исследуемых горных степей входит большое число редких и исчезающих растений: в список Красной книги РФ внесены *Minuartia krascheninnikovii, Stipa pennata, S. dasyphylla, Astragalus clerceanus, Orchis ustulata*, 32 вида приводятся как редкие для Южного Урала (Кучеров и др., 1987), 25 видов вошли в Красную книгу Челябинской области, 29 – в Красную книгу Среднего Урала.

Литература

Ерохина О.В. Флора окрестностей оз. Тургояк в пределах проектируемого природного парка. Екатеринбург, 2003. 90 с.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс, 2005. 537 с.

Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.

Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.

Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.

Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И. и др. Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск, 2002. 156 с.

Сочава В.Б. Фрагменты горной степи на Среднем Урале // Сов. ботаника. 1945. Т. 13. № 3. С. 28–37.

Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 3–11.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Куликов П.В.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

Согласно флористическому районированию Российской Федерации, разработанному Р.В. Камелиным (2004), большая часть территории Южного Урала (в пределах лесной и частично лесостепной зон) выделяется в качестве Южноуральской подпровинции Восточно-Европейской провинции Евросибирской подобласти Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства. Лесостепь Зауральского пенеплена входит в состав Подтаежно-Лесостепной Западно-Сибирской подпровинции Североевропейско-Уралосибирской провинции Евросибирской подобласти, а степная зона наиболее южной части Южного Урала и Зауральского пенеплена – в состав Казахской провинции Степной подобласти (Камелин, 2004). Анализ распространения специфичных для флоры региона эндемичных видов показал, что западная граница собственно южноуральской флоры примерно совпадает с меридиональными участками долин рек Уфа (в нижнем течении), Белая (от г. Мелеуз до с. Табынское) и Бол. Ик (приток р. Сакмара). В то же время многие эндемичные уральские виды встречаются в пределах Зауральского пенеплена (в пределах лесостепной и степной зон), флору которого следует рассматривать в качестве составной части флоры Южного Урала. Поскольку большинство видов, специфичных для флоры Южного Урала, в эколого-ценотическом отношении относится к петрофитам, восточный предел их распространения во многих случаях совпадает с границей Зауральского пенеплена, для которого характерны выходы горных пород на склонах речных долин, совершенно исчезающие далее к востоку, на территории Западно-Сибирской равнины. Поэтому восточную границу южноуральской флоры целесообразно проводить по восточной границе Зауральского пенеплена. С.А. Овесновым (2007) предложено выделить флору Урала и Предуралья (на всем протяжении от Полярного до Южного) в Уральскую провинцию Циркумбореальной области Голарктического царства. Хотя эндемизм уральской флоры составляет около 5%, аргументы в пользу такого выделения представляются нам все же недостаточными, тем более что набор эндемичных (а также реликтовых) видов существенно различается в разных широтных секторах Урала. Поэтому, на наш взгляд, правильнее рассматривать флору Южного Урала в качестве отдельной подпровинции, как это предложено Р.В. Камелиным (2004), но скорректировать ее границы за счет включения горно-лесостепных и горно-степных районов, флора которых богата специфичными для региона элементами.

Из принципов флористического районирования, сформулированных А.И. Толмачевым (1974), для выделения фитохорий низших рангов (районов и округов) наиболее эффективным является сравнение состава флор по количественным признакам (Малышев, 1973; Шмидт, 1980). В качестве материала для исследования нами были использованы флористические списки, составленные по флористическим сводкам для отдельных частей рассматриваемого региона (Определитель.., 1988, 1989; Рябинина, 1998; Куликов, 2005). В части, касающейся территорий Республики Башкортостан и Оренбургской области, в эти списки были внесены многочисленные изменения и дополнения по данным ряда флористических работ, опубликованных в последние годы (в особенности по флорам особо охраняемых территорий), материалам ряда гербариев (LE, MW, MHA, SVER, UFA) и сведениям, полученным в результате собственных полевых исследований. Рассматривались только аборигенные фракции флор районов, все адвентивные виды (в том числе археофиты), а также спонтанные гибриды были исключены из анализа. Всего во флоре рассматриваемого региона было отмечено 1754 аборигенных вида.

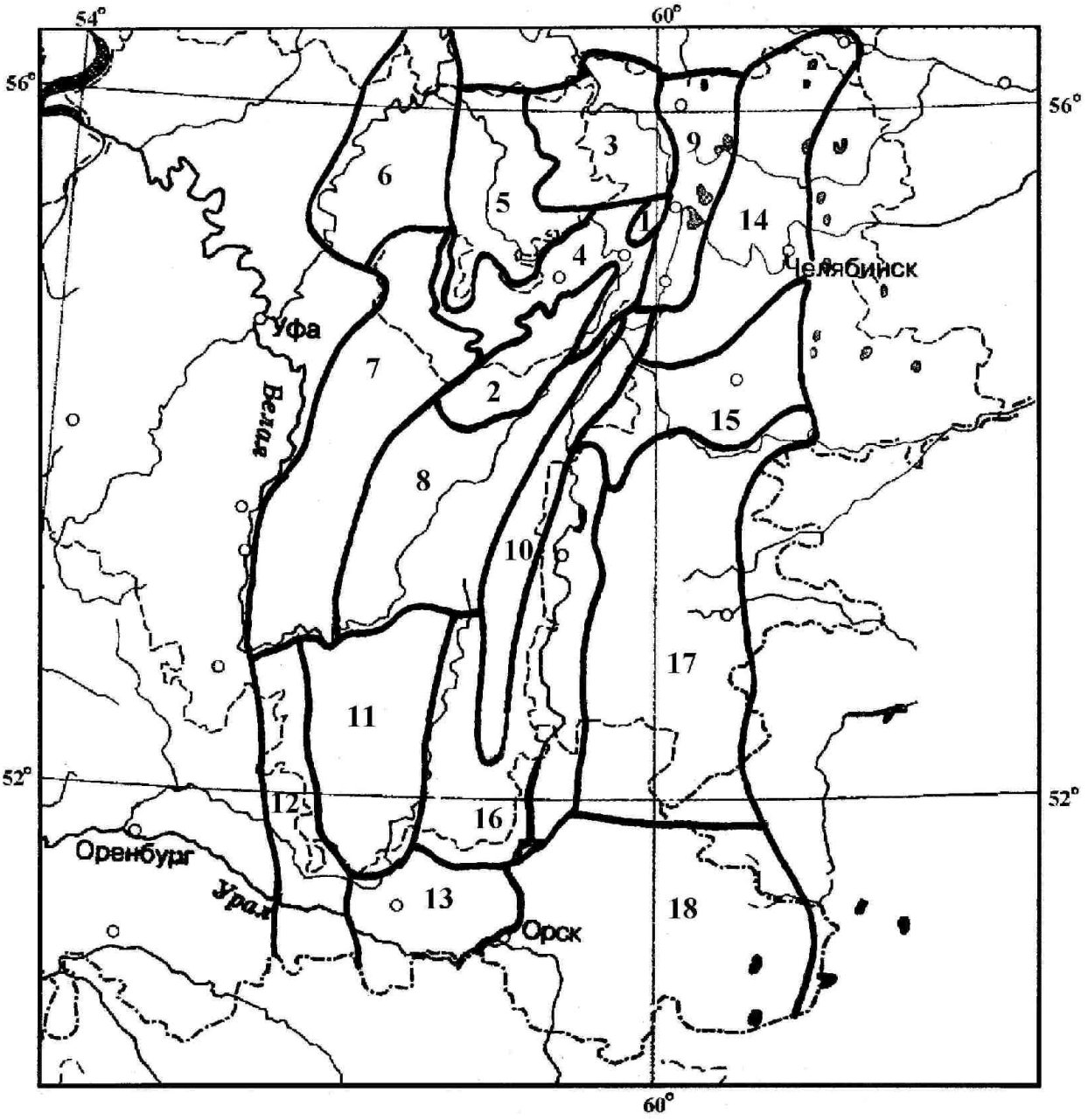


Рис. 1. Картосхема флористических районов Южного Урала. Названия районов приведены в тексте

На основании анализа распространения в регионе специфичных для его флоры эндемичных и реликтовых (имеющих изолированные фрагменты ареалов в регионе) видов, а также границ распространения представителей зональных флористических групп (Игошина, 1961) и выявления линий сгущения границ ареалов видов (Разумовский, 1969), территория Южного Урала (вместе с Зауральским пенепленом и Уфимским плато, флоры которых содержат значительное количество специфичных уральских элементов) была разделена на 18 базовых флористических выделов (БФВ, по терминологии Л.И. Малышева, 2000), предварительно рассматриваемых в качестве флористических районов (рис. 1):

1. Таганайский. Горные темнохвойные леса и высокогорья северной части Южного Урала.

2. Иремельский. Горные темнохвойные леса и высокогорья центральной части Южного Урала.

3. Верхнеуфимский. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса северной части западного склона Южного Урала.

4. Златоустовский. Сосновые и сосново-березовые леса северной части западного склона Южного Урала.

5. Месягутовский. Островная предуральская Месягутовская лесостепь.

6. Уфимское плато. Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса Уфимского плато.

7. Зильмердакско-Нугушский. Горные широколиственно-темнохвойные и широколиственные леса западного склона Южного Урала.

8. Уралтауский. Сосновые и сосново-березовые леса центральной части Южного Урала.

9. Вишневогорско-Ильменский. Сосновые и сосново-березовые леса северной части восточного склона Южного Урала.

10. Учалинско-Ирендыкский. Горная лесостепь восточного склона Южного Урала.

11. Зилаирский. Светлохвойно-широколиственные и широколиственные леса и лесостепь Зилаирского плато.

12. Саракташско-Буртинский. Горная степь западных предгорий южной части Южного Урала.

13. Губерлинский. Горная степь Губерлинского мелкосопочника.

14. Зауральский северолесостепной. Северная предгорная лесостепь Зауральского пенеплена.

15. Зауральский южнолесостепной. Южная предгорная лесостепь Зауральского пенеплена.

16. Магнитогорско-Таналыкский. Северная предгорная степь бассейна верхнего течения рек Урал и Сакмара.

17. Урало-Тобольский водораздельный. Северная степь с островными борами Урало-Тобольского водораздела.

18. Кумакский. Средняя и южная степь южной части Зауральского пенеплена.

Для сравнительно-флористической оценки вышеперечисленных выделов и сопоставления рангов флористических границ в пределах региона сравнивались наиболее важные таксономические показатели флор – видовой состав и спектры видового богатства семейств. Для сравнения видового состава флор был использован коэффициент сходства Жаккара (Kj) (Шмидт, 1980), а головные части семейственно-видовых спектров (15 ведущих семейств) сравнивались с помощью коэффициента ранговой корреляции Гамма (Малышев и др., 1998), рассчитанного с помощью программы STATISTICA 6.0 for Windows. Для графического представления сходства флор районов использовался метод кластерного анализа, преимущества которого были обоснованы рядом авторов (Семкин, 1987; Малышев и др., 1997; Малышев, 1999, 2000 и др.). Для построения дендрограмм сходства флор (рис. 2, 3) применялся метод невзвешенного парно-группового среднеарифметического связывания (UPGMA) (с использованием программ BIODIV и NTSYS).

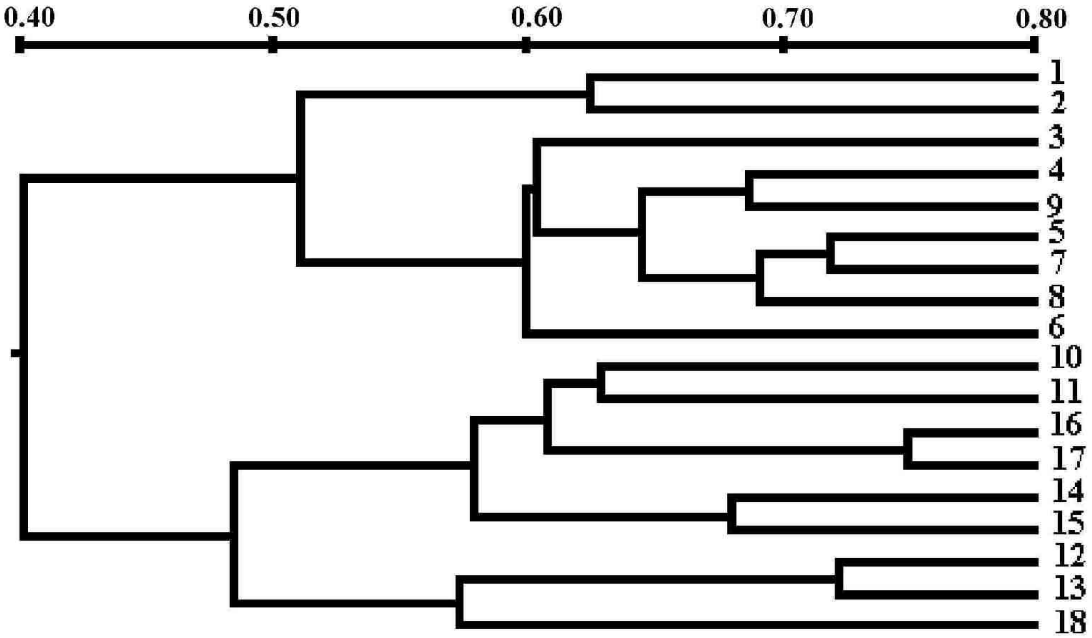


Рис. 2. Дендрограмма сходства флор районов по видовому составу: коэффициент Жаккара, связывание по методу невзвешенных парно-групповых средних (UPGMA)

Результаты исследования представлены на рис. 2 и 3. По сходству видового состава флор районов (см. рис. 2) выделяются две крупные группы, одна из которых включает районы лесной зоны, а другая – лесостепной и степной. Флора островной Месягутовской лесостепи объединяется с районами лесной зоны (причем

сходство ее с некоторыми из них выше, чем сходство большинства лесных районов между собой). В пределах первой группы наиболее отличаются флоры районов горных темнохвойных лесов и высокогорий (1 и 2), обогащенные арктоальпийскими и высокогорными элементами, распространение которых на Южном Урале имеет экстразональный характер. Довольно обособленное положение занимает также флора наиболее удаленного от горной части Южного Урала района – Уфимского плато (6). Вторая группа делится на две подгруппы, одну из которых составляют горно-степные районы (12 и 13) вместе с наиболее южной частью Зауральского пенеплена (18), а в состав другой входят районы лесостепи Зауральского пенеплена (14 и 15) и оказавшиеся более сходными между собой горно-лесостепные районы (10 и 11) и районы северной степи Зауральского пенеплена (16 и 17), причем последние два обладают наивысшим сходством из всех сравниваемых районов.

Взаимное расположение районов на дендрограмме, построенной по сходству семейственно-видовых спектров (рис. 3), отражающему связи флор в эволюционной ретроспективе (Малышев, 1999), оказалось несколько иным. В этом случае районы лесостепи Зауралья (14 и 15) объединились в один кластер с районами лесной зоны, из которых наиболее сходным оказался соседний с ними (9). Как и в первом случае, с лесными районами объединилась флора Месягутовской лесостепи (5), не выделяющаяся в пределах этого кластера. Также с районами лесной зоны объединился район горной лесостепи восточного склона Южного Урала (10), в то время как другой район горной лесостепи (Зилаирское плато – 11) вошел в состав кластера степных районов и среди них оказался наиболее сходен с районом Урало-Тобольского водораздела (17), флора которого включает немалое число лесных видов, связанных с экстразональными сообществами островных боров. Среди остальных степных районов наиболее обособленным оказался район южной части Зауральского пенеплена (18).

Таким образом, на основании сравнения видового состава флор районов установлено, что наиболее важный флористический рубеж на рассматриваемой территории соответствует границе между горно-лесными районами Южного Урала, с одной стороны, и горной и предгорной лесостепью, с другой. Отличия горно-степных районов наиболее южной части Южного Урала более значительны, чем различия между районами лесостепи и северной степи Зауралья, а горно-лесостепные районы Южного Урала более сходны с северно-степными районами, чем с лесостепью Зауральского пенеплена. Сравнение состава семейственно-видовых спектров показало большее сходство районов предгорной лесостепи Зауральского пенеплена и горной лесостепи восточного склона Южного Урала с горно-лесными районами, что может указывать на большую облесенность этих территорий в исторической ретроспективе и большее участие в их флорах групп, характерных для горно-лесной части Южного Урала.

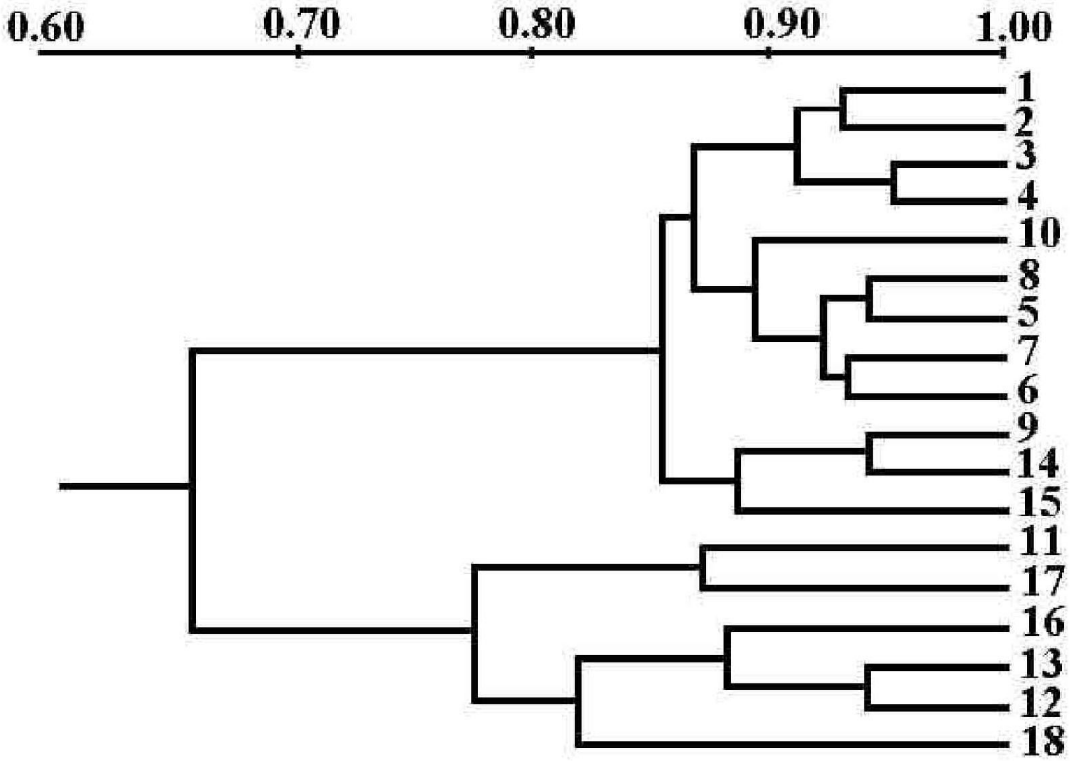


Рис. 3. Дендрограмма сходства флор районов по головной части семейственно-видовых спектров на основе ранговой корреляции: метод Гамма, связывание по методу невзвешенных парно-групповых средних (UPGMA)

Литература

Игошина К.Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 183–199.

Камелин Р.В. Растительный мир. Флора // Большая Российская энциклопедия. М., 2004. Т. «Россия». С. 84–88.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург: Миасс, 2005. 537 с.

Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.

Малышев Л.И. Основы флористического районирования // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 3–14.

Малышев Л.И. Моделирование флористического районирования кластерным анализом элементарных выделов Северной Азии и Европы // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 20–36.

Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Пространственное разнообразие родовой структуры во флоре Сибири // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 34–44.

Овеснов С.А. К флористическому районированию востока европейской России // Вестн. Перм. унив. Сер. Биология. 2007. Вып. 5 (10). С. 15–19.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae – Fumariaceae* / Под ред. Е.В. Кучерова, А.А. Мулдашева. М., 1988. 316 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae – Asteraceae* / Под ред. Е.В. Кучерова, А.А. Мулдашева. М., 1989. 375 с.

Разумовский С.М. О границах ареалов и флористических линиях // Бюл. Глав. бот. сада АН СССР. 1969. Вып. 72. С. 20–28.

Рябинина З.Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.

Семкин Б.И. Теоретико-графовые методы в сравнительной флористике // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 149–163.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

КРЫМСКО-КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Мамонтов А.К.

Белгород, Белгородский государственный университет

Изучение флоры одного из юго-восточных районов Белгородской области – Вейделевского, проводилось совместно с Н.М. Решетниковой (ГБС, Москва) в 2006–2007 гг. Изучаемая территория располагается в полосе перехода от лесостепей к степям, и находится между хорошо изученными долинами р. Оскол (в среднем течении) и р. Айдар (в верхнем). Обладая наиболее разнообразными природными условиями, по сравнению с остальной частью области (зональные ландшафты района осложняются более густой долинно-балочной сетью, с обширными карбонатными обнажениями, песчаными массивами, солонцами), указанная территория отличается и во флористическом отношении наличием большого числа видов, известных главным образом на юго-востоке. Однако наиболее интересные находки южных видов сделаны в балках и на непаханых приводораздельных пространствах вдоль правобережья р. Ураевы. В 1650 г. эта местность была покрыта лесом почти до устья, к 1780 г. полностью остепнена (Чендев, 2006). Лесопокрытыми прежде были, в том числе и богатые в настоящее время редкими видами обширные меловые обнажения в окрестностях пос. Вейделевка и с. Саловка. В настоящее время остались небольшие байрачные леса, иногда окруженные лесопосадками, местами бывшие лесные площади заняты обширными солонцами. По-видимому, длительные и сложные антропогенные изменения наложили отпечаток на всю современную флору района, в какой-то мере способствуя проникновению большинства южных видов. Одна из первых находок крымско-кавказского *Ulmus elliptica* C. Koch. сделана Г.Э. Гроссетом, более 80 лет назад в лесу северо-восточнее г. Валуек (к северо-западу от Вейделевского р-на), вид активно распространился в послеледниковый период далеко на север. По его данным обменные миграции между видами различной экологии Балканского п-ва, Крыма, Кавказа, Русской равнины происходили в вюрме, чему способствовали многие факторы: более влажный климат степи и лесостепи, связь территорий посредством речных долин и др. (Гроссет, 1967)

Среди найденных нами видов, также есть растения, более характерные для гор Кавказа и Крыма (Мамонтов, Решетникова, 2007, 2008). Принятые сокращения в районировании видов совпадают с таковыми во Флоре европейской части СССР. З. – запад, В. – восток, К. – крым, Ц. – центр.

Виды, наиболее оторванные от своего ареала:

Ornithogalum flavescens Lam. Fl. Franc.: к западу от пос. Вейделевка, у урочища Маяки, (50º09' с.ш., 38º24' в.д.) южный склон балки у акациево-сосновых посадок, росло менее десяти экземпляров 12.VI 2006, А.К. Мамонтов, опр. Н.М. Решетникова. Распространение (далее распр.): З. (Молд.), Крым, на сухих каменистых склонах, в грабово-дубовых лесах. Общее распр.: Атл. Евр., Средиз. (Агапова, 1979)

Leopoldia comosa (L.) Parl. Palerm.: к западу от пос. Вейделевка, у урочища Маяки, (50º09' с.ш., 38º24' в.д.) южный склон балки у акациево-сосновых посадок, на прилегающем степном склоне, почти до основания, свыше ста экземпляров. 12.VI 2006, (впервые наблюдалась в 2003 г.) опр. А.К. Мамонтов. Распр.: З. Крым, на степных склонах, полях, лесных опушках. Общее распр.: Ср. и Атл. Евр., Средиз., Малоаз., Иран. (Баранова, 1979).

С уверенностью говорить о причине появления данных видов в районе затруднительно. Возможен их занос с посадочным материалом для лесопосадок из акации, сосны, яблони, жимолости татарской, возраст которых около 20 лет. Не совсем в пользу такой версии выступают сделанные в соседних лесостепных балках находки целого ряда южных видов: *Rosa porrectidens* Chrchan. et Laseb*, Dictamnus gymnostilis* Stev., *Anchusa leptophylla* Roem. et Schult., *A. ochroleuca* Bieb., *Galium rubioides* L.*, Pilosella procera* (Fries) F. (Мамонтов, Решетникова, 2007). Нахождение всех перечисленных видов может быть вполне объяснимо подходящими в прошлом лесостепными условиями обитания, в настоящее время сохранившихся фрагментарно.

Padus mahaleb L. Borkh.: в районе отмечен только у окрестностей с. Саловка, в меловом овраге. Во «Флоре…» П.Ф. Маевского (2006) указывается только для Воронежской области. Родина – южные районы Европы и Азии. Распр.: З. (Днепр.: ю.-з., Молд.), К., в культуре в З, В, К. – По сухим каменистым склонам балок, в шир. лесах, культ. в садах парках, часто дичает. Общее распр.: Кавказ (Закавказье), Ср. Азия (горы), Ср. Евр., Средиз., Малоаз., Иран. (Бузунова, 1997).

Anchusa leptophylla Roem. et Schult.: в районе отмечен только в одной степной балке на правобережье р. Ураевы. Очень редкий в области вид, известный лишь на крайнем юго-востоке в Ровеньском районе (Еленевский, 2004). Распр.: З., К. – В предгорн. и горн. лесост. и лесн., реже в степн. р-х, на степн. и каменист. склон., у дорог, реже на яйлах, в буковых лесах. Общее распр.: Кавказ, Средиз. (Балканский п-в), Малоаз.

A. ochroleuca Bieb.: в районе отмечен лишь в двух степных балках на правобережье р. Ураевы. Распр.: В. (Н.-Д.: Краснодарский край, Тамань, окр. Г. Кропоткина, Кубанская н.-иссл. ст., ст. Казанская и Кавказская, Армавир, окр. г. Тенрюк) – по степям и каменист. склон., на засоренных местах, вдоль дорог. Эндемик. (Доброчаева, 1981).

Chondrilla latifolia Bieb.: в районе только в балке Грачев яр, на песке. (Мамонтов, Решетникова, 2008). Распр.: Ц. (Верх.-Днепр.: басс. Припяти, Волжско-Дон: юг), З. (Днепр.: юг, Молдавия, кроме сев., Причерном.), В. (Нижн.-Донск., Заволжск.: юг и запад), К. (горы и Керченский п-в). – На приречных песках и галечниках, щебнистых и каменистых склонах полянах в сосновых борах в степях. Общее распр.: Кавказ (Кроме Закавказья), Ср. Азия (Копетдаг), Ср. Евр., Средиземн. (Балканский п-в), Малоазиат., Иран. (Леонова, 1989).

Крымско-кавказские виды, находящиеся в районе близ границы своего распространения и недавно найденные в области:

Allium decipiens Fisch. ex Schult. et Schult. fil.: в районе собран в балке Грачев яр на солонцеватом лугу. Находка вида подтвердила предположение А.П. Серегина о его возможном распространении в юго-восточной части области, так как, по-видимому, это первый достоверный сбор вида в области, где он находится на северо-западной границе ареала, *locus classicus* в горах Крыма и Кавказа. Вид известен в сопредельных Воронежской и Луганской областях (Seregin, 2007).

Crocus reticulates Stev ex Adam.: в районе распространен широко, местами в массе, на степных склонах, по днищам балок, на выходах глины и песка. В области известен еще из Новооскольского района. В Средней России указан еще для Воронежской области. Важно заметить, что цветение наблюдается в марте, тогда как к началу апреля единичные цветущие экземпляры встречаются редко и лишь в самых тенистых балках (во «Флоре…» П.Ф. Маевского (2006) приводится цветение в апреле). Распр.: Ц. (Волж.-Дон.: юг.), З., В., К. – В степях, на лесных полянах, в дубравах, среди куст. Общее распр.: Кавказ (Предкавказье и окр. Новороссийска), Ср. Евр. (ю.-в.), Средиз. (Балканский п-в) (Цвелёв, 1979).

Dictamnus gymnostilis Stev.: в районе известен в урочище Вислое, на окраине дубового леса. В Конспекте флоры области отсутствует (Еленевский и др., 2004). Приведен в списке видов, исключенных из флоры Курской области (Полуянов, 2005), но отмечен в сопредельной Воронежской области (Маевский, 2006). Распр.: Ц. (Волж.-Дон.: юг и восток), З., В., К. (горы). – В светлых лесах, среди куст., на лесных полянах и опушках. Общее, распр.: Кавказ (Линчевский, 1996). По мнению Еленевского А.Г., Радыгиной В.И., *D. gymnostilis* один из наиболее термофильных элементов опушечной экотонной флоры Русской равнины. Значительное сходство Кавказского *D. caucasicus* и крымского *D.*

gymnostilis с экземплярами равнинных популяций указывает на голоценовое проникновение видов (подвидов) на равнину.

Symphytum tauricum Willd.: в районе отмечен только в лесу «Еремчино». Не указан в конспекте флоры области (Еленевский и др., 2004). Во «Флоре…» П.Ф. Маевского (2006) указан и для Белгородской, и Воронежской областей. Распр.: Ц., З., В., К. – По лесам среди куст. Общее распр.: Кавказ, (север), Ср. Евр. (Румын., Болг.) Малоаз. (Доброчаева, 1981).

Valeriana tuberosa L.: в районе населяет солонцеватые луга и встречается в большом числе. Распр. Ц, З, В, К. – На степных солонцеватых лугах, не выше среднегорного пояса. Общее распр.: Кавказ, Зап. Сиб., Ср. Азия, Средиз. (Ворошилов, 1978).

Распространенные на Кавказе и в Крыму виды открытых склонов: *Erysimum canescens* Roth, *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Alyssum tortuosum* Willd., *Pimpinella tragium* Vill. и сравнительно недавно вошли в степные флоры (Еленевский, 1997). Вместе с редкими в области *Ornithogalum kochii* Parl., *Salvia aethiopis* L. населяют в районе не только безлесные участки, но и территории бывших лесов. В то же время некоторые лесные виды, например, *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce растут в районе исключительно на открытых, слабозадерненных меловых склонах, встречаясь редко в виде угнетенных популяций.

Проникновение крымско-кавказских видов на юго-восток области могло происходить естественным путем по долинам рек. Находки наиболее удаленных от основных ареалов видов опушечной флоры в районе не идут в разрыв с очень подходящими для них условиями в прошлом и сохранившимися частично сейчас. Возможно, виды могли проникнуть с помощью случайного или намеренного заноса со времен активного сообщения этой территории с Крымом по татарским сакмам (дорогам). Для выдвижения гипотезы о реликтовости ряда находок недостаточно сведений даже о их современном распространении, к тому же по данным Гроссета термофильные элементы не могли пережить вюрмскую ледниковую эпоху даже на территориях не покрытых ледником (например, Белгородская область). Таким образом, наиболее предпочтительным является мнение о голоценовом возрасте флоры юго-востока Белгородской области, но сообщества растений меловых обнажений и солонцов могли сформироваться гораздо позднее, вследствии интенсивного остепнения.

Гербарий всех упомянутых видов из Вейделевского района находится в (МН).

Выражаю благодарность за определение некоторых видов Н.М. Решетниковой, А.П. Серегину, за проверку определения некоторых видов В.Д. Бочкину, С.Р. Майорову, И.А. Шанцеру, за помощь при сборе материала и ценные сведения С.В. Калесникову, М.М. Ушатову.

Литература

Агапова Н.Д. Птицемлечник – *Ornithogalum* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 246.

Баранова М.Б. Мускари – *Muscari* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.

Бузунова И.А. Черемуха – *Padus* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.

Ворошилов В.Н. Валериана – *Valeriana* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 254.

Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1967. Т. 72, вып. 5. С. 47–76.

Доброчаева Д.Н. Воловик – *Anchusa* // Флора европейской части СССР. 1981. Т. 5. С. 141, 147.

Еленевский А.Г. Кавказские связи среднерусской степной флоры // Флора и растительность Средней России: Материалы науч. конф., 3–5 окт. 19. Орел, С. 8.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 46.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чаадаева Н.Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). 2004. 120 с.

Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные / Общ., науч., ред., А.В. Присный. Белгород, 2005. 532 с.

Леонова Т.Г. Хондрилла – *Chondrilla* // Флора европейской части СССР. 1989. Т. 8. С. 61.

Линчевский И.А. Ясенец – *Dictamnus* // Флора европейской части СССР. 1996. Т. 9. С. 334.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 2006. 600 с.

Мамонтов А.К., Решетникова Н.М. О флористических находках в окрестностях пос. Вейделевка Белгородской области // Актуальные проблемы ботаники методики преподавания биологии: Материалы II Международной научно-практической конференции. 24–26 сентября 2007 г. Белгород, 2007. С. 86–93.

Мамонтов А.К., Решетникова Н.М. Дополнения к флоре Белгородской области (находки 2007 г. из окрестностей пос. Вейделевка) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 3. (в печати).

Полуянов А.В. Флора Курской области, Курск: Курский гос. Ун-т, 2005. 264 с.

Цвелёв Н.Н. Крокус – *Crocus* // Флора европейской части СССР. 1979. Т. 4. С. 296.

Чендев Ю.Г. Естественные изменения и техногенная трансформация компонентов окружающей среды староосвоенных регионов (на примере Белгородской области): моногр. / Ю.Г. Чендев, А.Н. Петин. М., 2006. С. 93.

Seregin A.P. A new subspecies of Allium decipiens (sect. *Melanocrommyum*, *Alliaceae*) from the Crimean and NW Caucasus Mts // Phtologia balcanica, 13(2), Sofia, 2007. P. 193–204.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА

Муртазалиев Р.А.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Дагестан с его удивительным разнообразием природно-климатических зон и ландшафтов является одним из оригинальных областей Кавказа, где можно встретить почти все типы растительности, характерные для кавказского региона. Оригинальность его определяется еще и высоким эндемизмом вплоть до родового уровня. Почти в каждой систематической группе здесь можно встретить эндемичные формы. Все это не могло не привлекать внимание исследователей, хотя до сих пор и остается одним из малоизученных регионов Кавказа. Не раз предпринимались попытки по составлению списков флоры, написанию конспекта, и по разным причинам они так и не были доведены до логического конца. В связи с этим нами проводится работа по уточнению и составлению списка видов высших растений флоры Дагестана с учетом новых описаний, флористических находок, последних обработок таксономических групп для Кавказа. При выполнении данной работы были учтены последние публикации, подготовленные для издаваемого Конспекта флоры Кавказа (Меницкий, 1991), просмотрены многие гербарные фонды, где имеются более или менее значительные сборы из Дагестана (LE, LENUD, BAK, MW, TBI, гербарий Горного ботанического сада). Ниже приводятся некоторые предварительные результаты, касающиеся таксономической структуры флоры и эндемизма.

Всего на территории Дагестана выявлено 2985 видов, относящихся к 808 родам и 155 семействам. (Объем и последовательность семейств даны по системе А.Л. Тахтаджяна (2003). В табл. 1 приводятся данные по структуре флоры.

Таблица 1

Таксономическая структура флоры Дагестана

Отделы высших растений	Количество семейств	Количество родов	Количество таксонов
Lycopodiophyta	2	2	4
Equisetophyta	1	1	7
Polypodiophyta	10	22	40
Pinophyta	3	3	8
Gnetophyta	1	1	2
Magnoliophyta Cl. *Liliopsida*	31	178	647
Cl. *Magnoliopsida*	107	602	2277
Всего	**155**	**808**	**2985**

Основное количество видов приходится на отдел *Magnoliopsida* – 2924, что составляет почти 98%. На втором месте по количеству видов стоит отдел *Polypodiophyta* с 40 видами (1,34%). Доля видов класса *Magnoliopsida* в общем количестве составляет 76,3%, а класса *Liliopsida* – 21,6%, их соотношение друг к другу – 3,5:1.

В составе отдела *Magnoliophyta* имеется ряд семейств числом видов больше 50, данные по которым представлены в табл. 2. Указанным семействам относятся 2021 вид, что составляют 67,70%.

Первую группу составляют семейства, которые, как правило, стоят в такой последовательности почти во многих областях умеренной зоны: *Asteraceae* с 359 видами (12,02% от общего числа видов), на втором *Poaceae* с 300 таксонами (10,05%), далее следует семейство *Fabaceae* – 225 (7,53%). Вторую группу составляют семейства, видовое разнообразие которых приходится на Средиземноморье. Это *Brassicaceae* (5,09%), *Caryophyllacaeae* (4,42%), *Apiaceae* (4,18%) и *Lamiaceae* (4,05%). Далее следую семейства почти с одинаковым числом видов, характерные для северных широт. Остальные 5 семейства содержат от 50 до 100 видов и отражают следы как бореальных, так и средиземноморско-туранских флор.

Таблица 2

Крупные семейства флоры Дагестана

Семейства	Количество видов	Семейства	Количество видов
Asteraceae	359	*Rosaceae*	115
Poaceae	300	*Cyperaceae*	114
Fabaceae	225	*Scrophullariaceae*	97
Brassicaceae	152	*Chenopodiaceae*	80
Caryophyllacaeae	132	*Ranunculaceae*	78
Apiaceae	125	*Boraginaceae*	72
Lamiaceae	121	*Rubiaceae*	51

Родов с числом видов больше 20 в изучаемой флоре 24, к которым относятся 660 видов, что составляют 22,11% от общего числа видов. Больше всего видов содержит род *Carex*, к которому относится 79 видов, на втором месте стоит *Astragalus* с 58 видами (вместе с трагакантовыми). Далее идут роды *Allium*, *Vicia* (по 30 видов), *Orobanche*, *Veronica* (по 29), *Euphorbia* (28). По количеству крупных родов на первом месте стоит семейство *Fabaceae* (5 родов), на втором *Asrteraceae* (4 рода), далее *Caryophyllaceae* (3 рода) и *Rosaceae* (2), все остальные содержат по 1 роду (табл. 3).

Таблица 3

Крупные роды флоры Дагестана

Роды	Количество видов	Роды	Количество видов
Carex	79	*Silene*	23
Astragalus	58	*Trifolium*	23
Allium	30	*Centaurea*	22
Vicia	30	*Festuca*	22
Orobanche	29	*Cerastium*	21
Veronica	29	*Dianthus*	21
Euphorbia	28	*Senecio*	21
Campanula	26	*Artemisia*	20
Galium	26	*Geranium*	20
Potentilla	26	*Medicago*	20
Cirsium	23	*Ranunculus*	20
Rosa	23	*Rumex*	20

Во флоре Дагестана 73 вида растений, являющихся строгими эндемиками, и более 200 видов, заходящие на приграничные территории Чечни, Грузии и Азербайджана. Изучив области распространения этих и 73 видов, нами выделены несколько центров эндемизма Дагестана.

Самым крупным среди них является Центрально-Дагестанский, расположенный в области ксерофитного известнякового Дагестана, и является одним центров развития и расселения ксерофитной растительности на Кавказе (Кузнецов, 1910; Гроссгейм, 1936). Здесь отмечено более половины эндемиков Дагестана – 43 вида, 21 из которых не выходят за пределы этого центра. Это в основном высокоспециализированные и реликтовые виды: *Astragalus fissuralis* Alexeenko, *A. daghestanicus* Grossh., *Limoniopsis owerini* (Boiss.) Lincz., *Muehlbergella oweriniana* (Rupr.) Feer, *Seseli alexeenkoi* Lipsky, *Scabiosa gumbetica* Boiss., *Tanacetum akinfievii* (Alex.) Tzvel. и ряд других.

На втором месте по количеству видов стоит Верхне-Сулакский центр эндемизма, для которого приводится 20 видов, из которых специфичными являются 9 эндемиков. Это территория сланцевого Дагестана с более влажным климатом. Общие виды здесь те, что можно встретить в средних и верхних поясах почти во всех горных районах Дагестана (*Delphinium arcuatum* N. Bush, *Cobolewskia truncata* N. Busch, *Euphorbia daghestanica* Geltman, *Artemisia daghestanica* Krasch. et Por., *Satureja subdentata* Boiss. и ряд др.). Из своих видов наиболее оригинальными являются *Hyalopoa lakia* (Woronow) Tzvel., *Trifolium raddeanum* Trautv., *Paederotella daghestanica* (Trautv.) Kem.-Nath., *Arabis farinacea* Rupr., *Astragalus charadzae* Grossh.

В предгорном районе также отмечается значительное количество эндемиков (18 видов), хотя собственных видов здесь меньше – всего 6. Это эндемики, имеющие разное происхождение и филогенетические связи: *Allium grande* Lipsky, *Corydalis tarkiensis* Prohk., *Hornungia angustilimbata* Dorofeev и др.

В Ахтынско-Кюринском центре, несмотря на кажущуюся изолированность, своих видов немного (всего 5), но являются очень редкими и известны из нескольких пунктов: *Asplenium daghestanicum* Christ, *Allium samurense* Tscholok., *Hyalopoa czirachica* Gussejnov, *Stipa sosnowskyi* Seredin и *Psephellus paucilobus* (Trautv.) Boiss. Здесь встречаются еще 10 эндемиков Дагестана, которые широко распространены во многих горных районах.

Многие из дагестанских эндемиков являются узколокальными и занесены в Красную книгу РФ (в печати) – таких видов 12. Хотелось бы отметить, что ряд узколокальных видов, не вошедших в этот список, заслуживают скорейших мер охраны и должны быть включены в нее при следующем переиздании. Это, в первую очередь, *Allium daghestanicum* Grossh., *A. mirzojevii* Tscholok., *Stipa sosnowskyi* Seredin, *Astragalus daghestanicus* Grossh., *Campanula czerepanovii* Fed., *Psephellus galushkoi* Alieva, *Centaurea ruprechtii* (Boiss.) Czer., *Centaurea awarica* Tzvel., *Paederotella daghestanica* (Trautv.) Kem.-Nath.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Баку: Труды бот. ин-та Аз. ФАН, 1936.

Кузнецов Н.И. Нагорный Дагестан и значение его в истории флоры Кавказа // СПб.: Изв. Русск. геогр. об-ва, 1910. Т. 10. Вып. 6–7.

Меницкий Ю.Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513–1521.

Тахтаджян А.Л. Система таксонов сосудистых растений Кавказа // Конспект флоры Кавказа, 2003. Т. 1. С. 132–140.

ОБНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПРОЕКТА ATLAS FLORAE EUROPAEAE В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Сенников А.Н., Куртто А., Лампинен Р., Уотила П.

Хельсинки, Финляндия, Университет Хельсинки, Финский музей естественной истории, Ботанический музей

Научный проект по крупномасштабному картированию географического распространения высших растений (семенных растений, папоротникообразных, хвощеобразных и плауновидных) Европейского континента Атлас флоры Европы (Atlas Florae Europaeae, сокращенно AFE) начался в 1965 г., вслед за выпуском первого тома Флоры Европы (Flora Europaea), когда было решено образовать Комиссию по картированию флоры Европы (Committee for Mapping the Flora of Europe) для подготовки сеточных карт распространения принятых во Флоре видов. Территорией картирования автоматически стала территория, определенная во Флоре, в буквальном соответствии с данным в ней описанием линии восточной и юго-восточной границы континента.

Первый том Атласа появился в 1972 г., уже после выхода в свет второго тома Флоры Европы (Tutin et al., 1964–1980). К настоящему времени опубликованы 14 томов Атласа, в общей сложности содержащие 2559 страниц текста и 3912 карт, в которых представлены сведения о распространении примерно 20% таксонов флоры Европы (Jalas, Suominen, 1972–1994; Jalas et al., 1996, 1999; Kurtto et al., 2004, 2007).

В 1966 г. было принято, что для Атласа будет использована специально разработанная сетка с квадратами примерно 50 × 50 км (в действительности 40–60 км) на основании равноугольной цилиндрической проекции Меркатора (Universal Transverse Mercator projection, сокращенно UTM) и военной системы прямоугольных координат (Military Grid Reference System, сокращенно MGRS). Квадраты сетки MGRS размером 100 × 100 км были разбиты на 4 с присвоением дополнительных буквенных индексов. Специально для целей картирования была произведена следующая модификация сетки MGRS. В том случае, когда ширина южной стороны «квадрата», находящегося на краю полосы MGRS, была не менее 40 км, он считался достаточно полноразмерным. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 30 до 40 км, этот «квадрат» расширялся на 10 км. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 20 до 30 км, к такому «квадрату» присоединялся соседний неполноразмерный квадрат из другой полосы MGRS. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была от 10 до 20 км, этот «квадрат» присоединялся к соседнему квадрату; в том случае, если ширина получающегося квадрата превышала 60 км, 10 км от его ширины передавались соседнему полному квадрату. Если ширина южной стороны такого «квадрата» была менее 10 км, этот «квадрат» присоединялся к соседнему без изменения ширины получающегося квадрата.

Поскольку Атлас не учитывает океанические организмы вдали от побережья, то было принято, что если в некий квадрат сетки попадает менее 10% территории земной суши, то эта территория присоединяется к соседнему квадрату, за исключением обособленных островов, далеко простирающихся полуостровов, некоторых гор и Стамбула. Отдельные случаи подобных присоединений перечислены в первом томе Атласа (Jalas, Suominen, 1972).

Используемая для картирования сетка Атласа первоначально насчитывала 4419 квадратов. Она не оставалась полностью неизменной с течением времени. Так, в рабочие версии 1968, 1972, 1977 и 1993 гг. были внесены небольшие изменения для учета некоторых прибрежных территорий, а значительные изменения – для территории Греции и Свалбарда.

В 2000 г. новая общеевропейская сетка (Common European Chorological Grid Reference System, CGRS) была принята для унифицированного картирования европейских растений и животных. В Атласе флоры Европы эта сетка принята с 13 тома. Также основанная на MGRS новая сетка была рассчитана и для морских территорий; соответственно, отпала техническая необходимость в присоединении квадратов с небольшим покрытием суши к соседним квадратам, которое иногда проводилось произвольно, а иногда и не позволяло точно закартировать узкоэндемичные и рассеянно распространенные виды (Chopik & Yena, 1999). В настоящее время 4748 квадратов приняты в Атласе как содержащие хотя бы некоторый процент суши.

Как и в ранней версии сетки, новый вариант также использует перерасчеты площади для неполных «квадратов», находящихся на краю полос MGRS. Принцип перерасчета существенно упрощен: те «квадраты», которые насчитывают менее трети полной ширины своей южной стороны (16,7 км), сливаются с соседними в своей полосе, в то время как квадраты с шириной южной стороны от 16,7 до 33,3 км соединяются со

схожими неполноразмерными квадратами соседней полосы. Отклонения от этой схемы сравнительно немногочисленны и отражаются на крайней северной оконечности материковой Европы (северной Норвегии) и на части Балтийского моря у западной оконечности Скандинавии. Ранее, для удобства практического картирования, на территории островных архипелагов границы квадратов были произвольно искривлены, чтобы не пересекать мелкие острова (на территории России, например, граница «обходила» о. Гогланд в Финском заливе Балтийского моря); в новой схеме подобные дисторции отсутствуют.

Обратной стороной упрощения схемы перерасчета «квадратов», находящихся на краю полос MGRS, стало увеличение неравномерности их площади, возросшее даже по сравнению с прежней схемой.

Перерасчет площади неполных «квадратов», находящихся на краю полос MGRS, и обособление в отдельные квадраты ранее соединенных прибрежных территорий привели к частичной несопоставимости старой и новой сеток. В итоге 620 прежних квадратов (14% от общего количества) были разбиты на 1296 новых, причем несколько квадратов были разбиты на 3, 4 и даже 5 новых.

Расхождения между старой и новой сетками Атласа, а также частные изменения, вносимые в сетку в процессе работы над Атласом, привели к тому, что данные томов 1–12 и 13–14 стали фактически несовместимыми. Создание объединенной базы данных Атласа весьма затруднительно, поскольку не менее 24% собранной информации попадают в перерасчитанные квадраты.

Помимо изменений картографической основы, имеются и другие проблемы, затрудняющие развитие проекта и использование собранных в процессе работы над проектом данных.

Объективная проблема связана с медленным ходом проекта и естественным «старением» таксономической информации Флоры Европы, на которой основывается Атлас. Попыткой обновления таксономии было переиздание Флоры, прекратившееся с выпуском в свет первого тома из-за затруднений в плановом проведении столь масштабных ревизий. В настоящее время систематика групп, картированных в наиболее ранних выпусках Атласа (напр., папоротникообразных) так радикально изменилась, что прежние данные в некоторых родах (напр., *Dryopteris*) не могут служить даже для общего представления ситуации. Слабо и не всегда достоверно оказываются отражены в Атласе сведения об узких эндемиках Пиренейского и Балканского полуостровов, ставшие гораздо лучше известными в последние десятилетия.

«Старению» подвержены и данные самого распространения растений. Это связано со стремительным накоплением информации в ходе национальных и региональных проектов по инвентаризации и мониторингу растительного мира, особенно в менее изученных регионах Средиземноморья.

Особую проблему представляет восточноевропейская (бывшая советская) часть Европы. Данные по распространению видов в этом регионе отличаются большой неполнотой, резко контрастирующей с соседними регионами Средней Европы. Это связано с несколькими проблемами. Когда начиналась работа над Атласом, многие регионы Восточной Европы были недостаточно полно обследованы, а имеющиеся данные во многих случаях не были систематически инвентаризованы. Часть регионов России до сих пор не имеют полных флористических списков.

Далее существенным препятствием для создания сети региональных сотрудников проекта был «железный занавес», затруднявший общение и взаимопонимание ботаников «запада» и «востока». Очевидно, политические причины внесли большой вклад в недостаточно полное отображение российских регионов на ботанических картах.

Еще одним субъективным препятствием для включения «советской» ботанической информации в научный оборот был и остается преимущественно русский язык публикаций, который мало понятен за границей. Кроме того, сами «советские» ботанические издания часто отсутствуют в библиотеках Европы.

В силу перечисленных объективных и субъективных причин, восточноевропейская часть ареала многих широко распространенных видов резко отличается сразу к востоку от границы бывшего Советского Союза. Некоторые авторы (напр., Araújo et al., 2005) не считают такую информацию достаточно сопоставимой с западноевропейской и исключают Восточную Европу из статистического анализа, основанного на информации Атласа.

Стремительное «старение» представленной в Атласе информации вызывает острую необходимость ее обновления, диктуемую потребностями современной науки и необходимостью развития унифицированных и взаимосвязанных национальных, общеевропейских и глобальных баз данных, включающих сведения о всей биоте. Для этого Атлас флоры Европы должен пройти еще одно преобразование.

В настоящее время информация для Атласа собирается и обрабатывается статическим образом, то есть единовременно собранная информация закрыта для изменений и дополнений. Поэтому Секретариат проекта решил начать работу над обновлением таксономической основы Атласа и сведений о распространении уже включенных в него таксонов. Наиболее критическим участком является Восточная Европа, поскольку во время создания Атласа информация из этого региона была учтена недостаточно, а к настоящему времени резко увеличилась.

Для обеспечения возможности обновления Атласа в настоящее время на основе имеющихся таксономических публикаций компилируется новый рабочий список флоры, в принятой в Атласе (Флоре Европы) последовательности. База данных Атласа, созданная ранее на основе опубликованных томов (Lahti & Lampinen 1999), модифицируется для возможности внесения таксономических изменений. Важным изменением, вносимым в базу данных, является разбивка использовавшихся ранее обширных районов Флоры Европы на основные современные административные единицы восточноевропейских стран. Таким образом, появляется техническая возможность потенциального объединения региональных баз данных, которые являются одним из основных продуктов работы ботаников вслед за региональными списками флоры и основанными на них руководствами по определению растений. Важным следствием этого изменения является возможность напрямую использовать данные Атласа в работе по конкретным регионам, что позволит обращать более пристальное внимание на определенные существующие данные и на недостаточно изученные территории с отсутствующими данными. Полученную с сайта текущую информацию о распространении того или иного вида в конкретном регионе можно использовать в полевых исследованиях как дополнение к «полевому листу» (рабочему списку, в котором регистрируются виды локальной флоры). В таком случае пополнение информации Атласа может вестись целенаправленно и в полевой сезон.

Пополнение и исправление содержащейся в Атласе информации предполагается (с некоторого этапа) вести через интернет-форму. Такой способ сбора информации сделает участие в проекте более доступным для большего количества заинтересованных в этом специалистов. Предполагается, что имеющаяся информация будет доступна для публичного просмотра через интернет-сайт Атласа; при этом данные по распространению конкретных таксонов будут отображены как для всей Европы, так и для входящих в нее стран, районов Флоры Европы и административных регионов Восточной Европы.

К сожалению, мы не можем считать опубликованные в Атласе сведения абсолютно точными и достоверными. Помимо проблем, связанных с перерасчетом сетки Атласа, некоторые данные могут быть признаны ошибочными ревизовавшими соответствующие материалы ботаниками; такая информация трудно корректируема для Секретариата из-за того, что сведения о самом материале никогда не поступали и не хранились в Хельсинки. Проверка точности указанных местонахождений и достоверности определения материала необходима для улучшения представленной в Атласе информации.

Секретариат проекта Атлас флоры Европы призывает ботаников Восточной Европы и, прежде всего, России к объединению усилий по инвентаризации флоры и соединению региональных работ в единую общеевропейскую сеть. Сотрудниками проекта могут стать все ботаники, активно работающие над инвентаризацией таксономического состава и распространения таксонов Восточной Европы на территориях любого масштаба.

Литература

Araújo M.B., Thuiller W., Williams P.H., Reginster I. Downscaling European species atlas distributions to a finer resolution: implications for conservation planning // Global Ecol. Biogeogr. 2005. Vol. 14. P. 17–30.

Chopik V., Yena A. Difficulties in mapping the flora of Ukraine: a Crimean example // Acta Bot. Fenn. 1999. Vol. 162. P. 95–98.

Jalas J., Suominen J. (eds.). Atlas Florae Europaeae. Vol. 1–10. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 1972–1994.

Jalas J. et al. (eds.). Atlas Florae Europaeae. Vol. 11–12. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 1996, 1999.

Kurtto A. et al. (eds.). Atlas Florae Europaeae. Vol. 13–14. Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, 2004, 2007.

Lahti T., Lampinen R. From dot maps to bitmaps: Atlas Florae Europaeae goes digital // Acta Bot. Fenn. 1999. Vol. 162. P. 5–9.

Tutin, T.G. et al. (eds). Flora Europaea. Vol. 1–5. Cambridge: Cambridge University Press, 1964–1980.

Tutin T.G. et al. (eds). Flora Europaea. Ed. 2. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.

СТРУКТУРА БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АСТРАГАЛОВ КАВКАЗА

Сытин А.К.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

1. Результаты таксономического изучения астрагалов Кавказа выявили 184 вида, принадлежащих к 56 секциям и двум подродам. Подрод *Astragalus* содержит 94 вида и 28 секций, из которых наиболее многочисленны *Malacothrix* (15 видов), *Caprini* DC. (– *Myobroma* Bunge;1 4), *Hypoglottidei* DC. (13), *Alopecuroidei* DC. (7). Трагакантоидные астрагалы распределены в 4 секции: *Adiaspastus* Bunge (5), *Hymenostegis* Bunge (4), *Rhacophorus* Bunge (4), *Macrophyllium* Boiss. (3). 7 олиготипных секций однолетних астрагалов заключают 10 видов. Подрод *Cercidothrix* Bunge представлен 91 видом и 17 секциями, среди которых особенно богаты вида-

ми *Incani* DC. (– *Proselius* Bunge; 26! иногда в ее состав включают монотипную секцию *Holophyllus* Boriss.), *Onobrychoidei* DC. (– *Onobrychium* Bunge; 16); *Dissitiflori* DC. (– *Xiphidium* Bunge ;11), *Hololeuce* Bunge (8); *Ornithopodium* Bunge (7), *Trachycercis* Bunge (5). К этому подроду условно отнесен *A. hamosus* L. (– *A. buceras* Willd.), однолетник, опушенный трихомами смешанного типа, в том числе и двуконечными волосками, представляющий секцию *Bucerates* DC. (7 видов ее обитают в Западном Средиземноморье и Макаронезии). Более молодой филогенетически подрод *Cercidothrix* уступает анцестральному *Astragalus* в разнообразии морфоструктурной специализации таксонов, однако превосходит его лабильностью адаптивных механизмов, способствующих возникновению многочисленных рас.

2. Хорологические данные распространения астрагалов, (использованы схемы районирования Ю. Л. Меницкого (1991) для «Конспекта флоры Кавказа», выявили высокий уровень эндемизма Большого Кавказа (29 видов). Среди 11 эндемиков субальпийского и альпийского горного поясов западной части Главного хребта преобладают криофильные виды секции *Hypoglottidei*: *A. oreades* C. A. Mey., свойственные Западному (**ЗК**) и Центральным (**ЦК**) областям Кавказа (*A. ciceroides* Sosn., *A. flexicaulis* Sosn.), а также представленные исключительно на **ЗК** – *A. freynii* Albov и *A. tshegemensis* Galushko. К верхней границе лесного пояса и горных луговых степей **ЗК** и **ЦК** приурочен своеобразный *A. lasioglottis* Stev. ex Bieb. (*Onobrychoidei*), наряду с близкими *A. captiosus* Boriss. – эндемиком Большого Кавказа и аджаро-эвксинским *A. adzaricus* M. Popov можно отнести к ядру автохтонных кавказских видов, сформировашихся в плиоцене. Дифференциация большинства видов многочисленной и необыкновенно изменчивой на Кавказе секции *Incani* возникла в результате неотектонических поднятий Большого Кавказа и протекала в полуизолированных популяциях, заселявших эрозионные элементы ландшафта (осыпи, оползни), постепенно занимая площади, освобождавшиеся от позднечетвертичного оледенения.

3. Восточный Кавказ (**ВК**) и Дагестан вполне сопоставимы с **ЗК** и **ЦК** по богатству – 12 эндемичных астрагалов, но более разнородных по таксономическому составу и возрасту. Обитающие во внутренних областях горного Дагестана *A. fissuralis* Alexeenko (*Dissitiflori*), *A. daghestanicus* Grossh. (*Anthylloidei*), *A.andreji-sytinii* Podlech (– *A. eugenii* Grossh.; *Malacothrix*), *A. beckerianus* Trautv. (*Aegacantha*) принадлежат к числу палеоэндемиков неясного таксономического родства, что свидетельствует о мощном миграционном потоке предковых форм, влившемся в Дагестан с юга из переднеазиатских нагорий. Намного яснее происхождение эндемиков **ВЗ**, сформировавшихся на сравнительно молодой Апшеронской зоне поднятий. Ряд видов обнаруживают связи с астрагалами аридного южного макросклона хр. Эльбурс. Среди них как общие с Ираном виды (*A. lunatus* Pall.; *Ornithopodium*), так и близкородственные викарианты: *A. neoalbanicus* Podlech и *A. iranicus* Bunge (*Malacothrix*). Гораздо более доступный для вселенцев северо-западный берег Каспийского моря (аккумулятивные и аккумулятивно-денудационные низменности и равнины) обогатился неоэндемиками, родство которых очевидно. Так, *A. barbidens* Freyn (*Dissitiflori*) близок к *A. brachylobus* DC., *A. bakuensis* Bunge (*Caprini*) к *A. longipetalus* Chater – видам туранским, как и представители секции *Ammodendron* – эндемик Апшеронского п-ва (ВЗ) *A. igniarius* Popov, родственный *A. transcaspicus* Freyn, и более отдаленно *A. turcomanicus* Bunge и *A. desertii* Popov. Эта группа растений пустынь могла проникать на Кавказ неоднократно – еще в среднем плиоцене, когда Средний и Северный Каспий был сушей, и позднее, в плейстоцене, когда уровень его вод сильно колебался, а рельеф формировался в ходе многократного затопления и осушения шельфа.

4. Малый Кавказ, являясь северной периферией переднеазиатских нагорий, лежит в пределах Армено-Иранской провинции (Тахтаджян, 1978, 1986) и находится под влиянием двух мощных очагов видообразования – Армянской и Атропатенской подпровинций. Собственно эндемичных видов здесь немного, но очень велико число субэндемиков. Среди них, например, *A. latifolius* Lam. – представитель весьма специализированной группы *Heterophylli* секции *Incani*, – эфемероид с редуцированной до конечного терминального сегмента пластинкой листа, приуроченый к серо-коричневым почвам, развивающихся на подстилающем слое гипса и соленосных пород подгорных равнин в долине Аракса и аридных котловинах Армянского нагорья и Анатолии. В ЮВ части Араратской котловины до склонов Урцского хр. находится один из наиболее значительных очагов разнообразия астрагалов, где обитают эндемики Приараксинской котловины *A. paradoxus* Bunge (*Macrosemium*), *A. holophyllus* Boriss. (*Holophyllus*) – оба составляют олиго- и монотипные секции, а также редкие растения – субэндемики *A. shelkovnikovii* Grossh. (*Ornithopodium*) и *A. massalskyi* Grossh. ex Fed. (C*ystium*) и эндемичный *A. szovitsii* Fisch. et C.A. Mey. (*Megalocystis* Bunge).

5. Роль Кавказа в целом как одного из очагов разнообразия астрагалов следует признать относительно второстепенной, по сравнению с Западным Гиндукушем или Таджкистаном, где не только сохранились весьма примитивные группы, но интенсивнее протекал процесс видообразования. Длительная островная изоляция и преобладание лесного характера растительности не благоприятствовали разнообразию гелиофильного рода. В северные пределы Предкавказья (Ставропольское плато) едва заходит понтический *A. dasyanthus* Pall. (*Erionotus* Bunge), но отсутствует *A. pubiflorus* (Pall.) DC., несмотря на обширные площади песчаных субстратов очень редок псаммофитный *A. varius* S.G. Gmel. Значительный ряд астрагалов перечислил Р.В. Камелин (2006), харак-

теризуя «отрицательные» черты флоры Кавказа, способствующие реконструкции истории растительного покрова, отметив «аномалии отсутствия» многих видов, обычных для южнорусских степей, или «петрофитно-степного» комплекса «плейстоценовой лесостепи», но не менее характерно и отсутствие не только многих видов, но и секций, более или менее обычных в сопредельных областях Турции и Ирана, но не проникающих через южные границы Кавказа – sect. *Stereothrix* Bunge (*A. setosulus* Gontsch.; Крым), sect. *Theiochrus* Bunge, колючие кустарники из sect. *Campylanthus* Bunge (– sect. *Tricholobus* Bunge) с единственным видом *A. hohenackeri* Boiss. из Талыша, но отсутствует sect. *Poterion* Bunge, sect. *Platonychium* Bu nge, sect. *Chlorosphaerus* Bunge, sect. *Pterophorus* Bunge (*A. condensatus* Ledeb. – Турция). Весьма значительна и группа астрагалов, описанных с Карского плоскогорья. Нахождение их на территории Кавказа некоторое время полагали возможным, но до сих пор они известны только за его пределами – *A. oltensis* Grossh. и др., на пределе распространения *A. cephalotes* Banks et Sol. (– *A. sommieri* Freyn), по-видимому, исчезнувший термофильный ореофит.

Литература

Камелин Р.В. Материалы к анализу флоры Кавказа. О некоторых особенностях состав флоры Кавказа и их значении для понимания истории флоры этой страны // Бот. журн. 2006. Т. 5. С. 649–673.

Сытин А.К. Конспект кавказских астрагалов секции *Anthylloidei* DC. // Новости систематики высш. раст. Т. 36. 2004. С. 177–183.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Тахтаджян А.Л., Федоров А.А. Флора Еревана. Л.: Наука, 1979. 396 с.

НЕКОТОРЫЕ РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

Цепкова Н.Л.[1], Бондаренко С.В.[1], Калашникова Л.М.[2]

[1]*Нальчик, Институт экологии горных территорий КБНЦРАН*
[2]*Нальчик, Кабардино-Балкарский госуниверситет*

Территория Кабардино-Балкарской республики (КБР) согласно районированию, принятому в «Конспекте флоры Кавказа» (2003) входит в состав Малкинского, а также частично Верхнетерского и Верхнекумского ботанико-географических районов Центрального Кавказа (ЦК). Северо-восточная равнинная часть республики относится к Восточноставропольскому району Восточного Предкавказья (ВП).

Во время выездов в различные районы республики в составе экспедиций 2005–2007 гг., организованных Институтом экологии горных территорий КБНЦ РАН, нами были найдены редкие и новые виды цветковых растений. Они дополняют списки видов, опубликованные в работах (Галушко, 1966; Новикова, 1981; Красная книга КБР, 2000; Кушхов, 1974; Портениер, 1988; Цепкова, Калашникова, 1993; Цепкова, Якимов, 2005; Шхагапсоев, 1986; Шхагапсоев, Слонов, 1987 и др.). Также мы приводим некоторые редкие виды, для которых отмечены новые местонахождения. Редкими мы считали виды, местонахождения которых в КБР ограничены единичными пунктами, а популяции представлены в основном небольшим числом особей.

В Малкинском ботанико-географическом районе к ним относятся *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Hypericum orientale* L., *Geum latilobum* Somm. et Levier, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Prometheum pilosum* (Bieb.) H. Ohba, *Ribes orientale* Desf., *Rosa obtegens* Galushko, *Rumex hastifolius* Bieb., *Valeriana cardamines* Bieb; в Верхнетерском районе – *Peganum harmala* L. Номенклатура видов приведена по С.К. Черепанову (1995).

Cleistogenes squarrosa, новый для КБР вид, обнаружен 18.09.05 в 4 км к востоку от г. Тырныауза на втором хвостохранилище, представляющем собой искусственное плато, созданное из отходов обогащения Тырныаузского вольфрамо-молибденового комбината. Оно расположено по левобережью р. Баксан на высоте 1240 м над ур. м. у южных отрогов Скалистого хребта. На его поверхности, покрытой с целью рекультивации гравийно-галечниковым материалом, расселились пионерные, рудеральные, заносные виды растений, а также виды естественной флоры окружающих сухостепных ландшафтов Северо-Юрской депрессии. Среди них оказался и *Cleistogenes squarrosa.* Вид определен Н.Н. Цвелевым (БИН РАН). В литературе указывается, что в пределах Кавказа этот вид встречается лишь в Дагестане по сухим склонам (Гроссгейм, 1939,1949; Галушко, 1978).

Hypericum orientale (= H. ptarmicifolium Spach) также является новым видом для КБР. Сведений в литературе о местонахождении этого вида в республике нет (Гроссгейм, 1949; 1962; Галушко, 1980, т. 2). Впервые он был найден Г.Х. Киржиновым в Черекском районе на территории Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Киржинов и др., 2005). Нами 27.08.07 обнаружено еще одно местонахождение вида - в долине р. Джайлыксу (левый приток р. Башиль-Аузусу, Чегемское ущелье) на высоте 2200 м над ур. м. на обочине каменистой тропы в виде изолированной популяции среди валунов.

Listera cordata – очень редкий вид, внесенный в Красную книгу КБР (2000). Ранее на территории республики было известно два его местонахождения – старая морена ледника Шаурту в верховьях долины р. Гара-Аузусу и сосновый лес на склоне северной экспозиции в ущелье Адылсу (Цепкова и др., 1997). В августе 2007 г. открыто новое местонахождение – в верховьях долины р. Башиль-Аузусу в сосновом лесу. Гара-Аузусу и Башиль-Аузусу, сливаясь, дают начало реке Чегем. Таким образом, можно считать, что *Listera cordata* обитает в верховьях Чегемского ущелья. Встречается в небольшом числе особей.

Prometheum pilosum — очень редкий вид, численность и ареал которого сокращаются в результате разрушения местообитаний. Так, по нашим наблюдениям, одно его местообитание в ущелье Тю-Тю-Су было уничтожено селевым потоком в августе 1995 г. В ущелье Адылсу известное нам местообитание вида исчезло в начале 2000 гг. под воздействием выпаса скота. Две особи *Prometheum pilosum* были найдены 27.08.07 г. на крупном валуне по правому борту долины р. Джайлыксу (Чегемское ущелье).

В верховьях долины р. Башиль-Аузусу в конце августа 2007 г. также были найдены *Ribes orientale* и *Rosa obtegens* на сухом склоне среди камней и *Geum latilobum* на сенокосном лугу левого борта реки. Для *Rosa obtegens* в литературе указывается только одно местонахождение – Баксанское ущелье, для двух других видов отмечено, что они встречаются рассеянно (Галушко, 1980, т.2).

Rumex hastifolius встретился только однажды на мелкощебнистой осыпи южного склона Бокового хребта 24 августа 2005 г. на высоте 2650 м над ур.м. (массив Терсколак). Популяция малочисленна. А.И. Галушко (1978) отмечает, что вид встречается рассеянно.

Valeriana cardamines, эндемик, мезофит, петрофит, мезонитротроф, обитающий на каменистых местах, осыпях, а также в березовых рощах от верхнего до субальпийского пояса (Лепехина, 1977). С.Х. Шхагапсоев и Г.Х. Киржинов (2006) приводят его в списке видов флоры Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника (КБВГЗ) только для Черек-Безенгийского ущелья. Нами этот вид найден 6.07.07 г. в долине левого борта р. Хазнидон в районе между Боковым и Скалистым хребтами под пологом пойменного березнячка на высоте 2000 м над ур. м. А.И. Галушко (1980, т.3) считал этот вид обычным в области Скалистого хребта. Судя по единичным местонахождениям вида в последние годы и малочисленным популяциям, его можно отнести к числу редких.

Peganum harmala обнаружен 20.05.07 в Верхнетерском районе равнинной части КБР на окраине пос. Хамидие, захламленной бытовым мусором. Ранее этот вид был собран сотрудниками кафедры ботаники госуниверситета в окрестностях пос. Дальний (северо-восток равнинной части). Сборы Л.Х. Слонова и Е.К. Поповой 1966 и 1969 гг. хранятся в научном гербарии кафедры ботаники КБГУ. О других его местонахождениях в республике не известно. *Peganum harmala* – мезоксерофит, который можно встретить в сухих местообитаниях, на солонцеватых почвах, вдоль дорог, близ жилья, на сорных местах (Галушко, 1980, т. 2; Лепехина, 1977). Условия северо-восточной равнинной части КБР вполне соответствуют экологии вида, а его приуроченность к различным нарушенным экотопам позволяет считать его рудеральным растением. Предполагается, что *Peganum harmala,* как рудеральный вид, будет расширять свой ареал.

Фактором риска для многих видов естественной флоры Кабардино-Балкарии выступает антропогенный фактор. Даже самые крупные в КБР особо охраняемые природные территории – КБВГЗ и природный национальный парк «Приэльбрусье» не могут гарантировать безопасное существование редких и исчезающих видов. Активные строительные работы, развернувшиеся с начала 2000 гг. в Парке сопровождаются разрушением местообитаний. Значительное увеличение потока рекреантов также негативно сказывается на состояние флоры. Как в заповеднике, так и в Парке происходят процессы синантропизации растительного покрова, ведущие к замещению видов естественной флоры рудеральными. Следует ожидать, что интенсивное рекреационное освоение горных территорий ускорит синантропизацию, переведет многие виды в разряд редких, уязвимых и исчезающих.

Выходом из создавшегося положения может быть усиление роли Ботанических садов республики — Республиканского и бот.сада КБГУ в сохранении биоразнообразия уникальной флоры Центрального Кавказа.

Литература

Галушко А.И. Виды Кабардино-Балкарской флоры, подлежащие охране // Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана. Нальчик, 1966. С. 13–33.

Галушко А.И. Флора Северного Кавказа Определитель. Ростов-на-Дону, 1978. Т. 1. 320 с.

Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 350 с. Т. 3. 327 с.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Баку, 1939. Т. 1. 402 с.

Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М, 1949. 747 с.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М.-Л., 1962. Т. 6. 424 с.

Киржинов Г.Х., Шхагапсоев С.Х., Мидова Л.А. Ботанические исследования в Черекском районе Кабардино-Балкарской республики // Природа Черекского района Кабардино-Балкарской республики и ее охрана. Нальчик, 2005. С. 68–75.

Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.

Красная книга Кабардино-Балкарской республики / Отв. ред. И.В. Иванов. Нальчик, 2000. 308 с.

Кушхов А.Х. К списку новых для науки видов, впервые описанных в КБАССР // Вопросы ботаники. Нальчик, 1974. вып. 1. С. 20–26.

Лепехина А.А. Биология видов растений и характеристика растительных сообществ Дагестана. Махачкала, 1977. 212с.

Новикова А.С. Редкие и исчезающие растения природной флоры Кавказа, культивируемые в ботанических садах г. Нальчика // Памятники природы Кабардино-Балкарии. Нальчик, 1981. С. 72–73.

Портениер Н.Н. Флористические находки в бассейне р. Черек-Безенгийский (Северный Кавказ, КБАССР) // Бот.ж., 1988. Т. 73. № 2. С. 1756–1760.

Цепкова Н.Л., Калашникова Л.М. Редкие и исчезающие растения государственного природного национального парка «Приэльбрусье» // Актуальные вопросы экологии и охраны природы предгорных экосистем. Краснодар, 1991. Ч. 2. С. 173–176.

Цепкова Н.Л., Калашникова Л.М., Каргинова Г.В. Ятрышниковые в Кабардино-Балкарии // актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, 1997. Часть первая. С. 21–23.

Цепкова Н.Л., Якимов А.В. Новые для флоры Кабардино-Балкарии виды водных цветковых растений // Бот. журн, 2005. Т.90. № 8. С. 1253-1254.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Шхагапсоев С.Х. Редкие и исчезающие виды флоры Кабардино-Балкарской АССР // Растительные ресурсы. Ростов-на-Дону, 1986. Часть 3. С. 269–279.

Шхагапсоев С.Х., Слонов Л.Х. Дикорастущие виды флоры Кабардино-Балкарии, нуждающиеся в охране. Нальчик, 1987. 40 с.

Шхагапсоев С.Х, Киржинов Г.Х. Флора Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника и ее анализ. Нальчик, 2006. 248 с.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ КОЛХИДЫ

Читанава С.М.

Сухум, Республика Абхазия, Институт ботаники АНА

Флора Колхиды с ее богатым разнообразием флористических комплексов, представленных множеством реликтовых и эндемичных видов, является уникальным генофондом планеты. Комплексное изучение ее флоры становится актуальной на фоне масштабных предолимпийсих строительных работ в северной части, что не может не оказать деградирующее влияние на естественный растителтельный покров.

Колхида в ботанико-географическом смысле раскинулась амфитеатром гор, обращенных к восточному побережью Черного моря от окрестностей Туапсе, где ее граница проходит по водоразделу рек Шапсуго и Начепсуго до окрестностей Самсуна в Турции на юго-западе. С северо-востока и юго-востока она ограничена водораздельными хребтами: Большого, Малого Кавказа и Понтийских гор.

В настоящее время существует ряд схем ботанико-географического районирования Земного шара, где Колхида представлена, как часть Эвксинской провинции (Малеев, 1940) или Понто-Гирканской провинции (Тахтаджян, 1978), или же в виде Западно-Закавказкой подпровинции Средиземноморской подобласти Макаранезийско-Средиземноморской области (Камелин, 2002). В представленных схемах недостаточно уделено внимания горным регионам, как территориям, представляющим первостепенную эволюционную значимость (Колаковский, 1961). Поэтому нами принята схемы флористического районирования Лавразии А.А. Колаковского (1958, 2002), основанной на разграничении и соподчинении Средиземноморской области Средиземногорной. Средиземногорная область А.А. Колаковского (2002), примерно соответствующая области Древнего Средиземноморья Попова (1983), является мощным горным сооружением альпийского орогенеза Евразийского континента от Атлантики до Пацифики.

В виду того, что на сегодня в ботанической географии нет общепринятой классификации геоэлементов (ареалов) применительно к флоре Колхиды, то при географическом анализе флоры, объединяя растения по группам ареалов, невозможно избежать некоторой субъективности их оценки (Юрцев, Камелин, 1991; Портениер, 2000). В основу классификации географических элементов изучаемой территории положено флористическое районирование Земли А.Л. Тахтаджяна (1978). При выделении географических групп ареалов для флоры Колхиды мы руководствовались работами кавказских и других ботаников (Альбова, Кузнецова, Гроссгейма, Сосновского, Вульфа, Гроссгейма, Малеева, Долуханова, Сахокия, Колаковского, Сохадзе, Толмачева, Камелина, Гагнидзе). В качестве основной единицы географического анализа нами принят географический элемент. Как для всякой горной страны в работе учитывались зональные особенности изучаемой территории. В характеристику вида включалась его приуроченность к определенным флористическим хорионам.

Из-за недостаточности аналитических данных, особенно в области генетических элементов флоры исследуемого региона и ее связи с флорами пограничных флористических областей (Клеопов, 1980) становится невозможным выстроить относительно цельную схему геоэлементов флоры Колхиды.

Виды анализируемой флоры отнесены к 19 географическим элементам, подсчеты которых производились по крупным подразделениям, отраженным в таблице. При решении общих географических вопросов применительно к флоре Колхиды, учитывая ее особенности, невозможно строго придерживаться той или иной схемы. По характеру общего распространения растений флоры Колхиды, используя хорологические подразделения А.А. Колаковского для флоры Абхазии (1980, 1982, 1984, 1986), были выделены следующие географические элементы.

	Географический элемент	Количество видов	% от общего количества видов
I	***Средиземногорный***	***2109***	***58,6 (71,5)***
	1. Колхидский	750	20,9 (25,4)
	2. Кавказский	671	18,7 (22,7)
	3. Европейско-кавказский	292	8,1 (9,9)
	4. Эвксинский	246	6,8 (8,3)
	5. Средиземногорный дизъюнктивный	238	6,6 (8,1)
	6. Ирано-Туранский	7	0,2 (0,3)
	7. Гирканский	5	0,1 (0,2)
II	***Бореальный***	***737***	***20,5 (25,0)***
	8. Среднеевропейский	79	2,2 (2,7)
	9. Евразийский Лавразийский	637	17,7 (21,6)
	10. Арктальпийский	21	0,6 (0,7)
III	***Средиземноморский***	***401***	***11,3 (13,6)***
	11. Евсредиземноморский и широкосредиземноморский (Тетисный)	401	11,3 (13,6)
IV	***Адвентивный***	***349***	***9,6***
	12. Атлантическо-американский	25	0,7
	13. Восточно-азиатский	70	2,0
	14. Центрально-азиатский	29	0,8
	15. Североамериканский	99	2,8
	16. Южноамериканский	49	1,4
	17. Южноафриканский	31	0,9
	18. Космополитный	18	0,5
	19. Неясный	28	0,8

Как видно из таблицы, основу флоры Колхиды составляют виды со средиземногорным типом ареалов. Их насчитывается 2109, что составляет 58,6% от всей флоры. Но если учитывать только автохтонные виды, исключив из анализируемой флоры адвентивные (заносные) виды и натурализовавшиеся интродуценты, то получим 71,4% от общего числа. Здесь надо особо отметить высокий уровень колхидского эндемичного элемента (Сохадзе, 1960, 1961, 1968; Гагнидзе, 1966; Колаковский, 1989, 1990; Адзинба, 1987, 2000, 2004, 2005), составляющего примерно 750 видов (26,7%) (Читанава, 2005).

Видов с бореальным типом ареала во флоре Колхиды значительно меньше, хотя они и принимают участие в сложении флоры и составляют пятую часть флоры – 737 видов (20,5%), однако не всегда ясно их происхождение.

Видов со средиземноморским типом ареала во флоре Колхиды еще меньше – 401 (11,3%). Они свойственны литоральной полосе и приморским склонам, а также некоторым внутренним регионам в южной Колхиде (среднее течение реки Аджарисцкали) (Хохряков, 1991) и северным склонам Понтийского хребта в юго-западной части Колхиды (окрестности Трабзона, Самсуна). В сложении мезофильных горуппировок колхидского типа эти средиземноморские гемиксерофильные элементы не принимают участия и вообще мало характерны для коренного (аборигенного) типа флоры.

В связи с благоприятными климатическими условиями, приближающимися к субтропическим со средиземноморскими чертами, на территории Колхиды, особенно в низменной и предгорной частях, естественные фитоценозы подвергаются значительному окультуриванию. Потому характер фитоландшафтов изменился коренным образом. Данное обстоятельство повлекло за собой внедрение в составе сорно-полевых рудеральных и сегетальных группировок адвентивных растений чуждых аборигенной флоре. Всего в подобных группировках отмечено около 650 видов адвентиков, составляющий 18,1% (вопреки данным таблицы (9,6%), где адвентики представлены в той или иной степени во всех типах ареалов). Группа адвентивных растений, первоначальные ареалы которых расположены в умеренном субтропическом, а некоторых и в тропическом поясах северного и южного полушарий, превратились в широко космополитные виды. Эти виды достаточно широко распространились по Колхиде, создавая вторичные ландшафты. К ним в первую очередь относятся: *Baccharis halimifolia, Acacia dealbata, Robinia pseudoacacia, Amorpha fruticosa, Solidago canadensis, Andropogon virginicus, Paspalum dilatatum, Digitaria sanguinalis, Galinsoga ciliata, Xanthium strumarium, X. californicum, Amaranthus albus, A. hybridus, A. retroflexus* и т. д.

Таким образом, изучение закономерностей современного распространения видов раскрывает автохтонно-аллохтонный характер флоры Колхиды. Географическая структура ее флоры вполне характерна для флор Древнего Средиземноморья или Средиземногорной области.

Литература

Адзинба З.И. Эндемы флоры Абхазии. Тбилиси: «Мецниереба», 1987. 120 с.

Адзинба З.И. Известняковый эндемизм Колхидской флоры // Матер. научн. сессии, посвященной 90-летию А.А. Колаковского. Сухум, 2000. С. 28–38.

Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси: «Мецниереба», 1974. С. 226.

Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 351 с.

Колаковский А.А. Средиземноморская область – арена эволюции северного полушария. Сухум, 2002. 84 с.

Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды // Материалы к познанию фауны и флоры СССР, Новая серия отдел ботанический. Вып. 10 (18). 1961. 459 с.

Малеев В.П. Растительность причерноморских стран (эвксинской провинции средиземноморья), ее происхождения и связи // М.; Л.: Изд. АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 4. 1940. С. 136–252.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 211 с.

Хохряков А.П. Ксерофильная флора Аджарисцкальского ущелья и ее анализ // Бюлл. МОИП. Сер. биолог. 1991. Т. 96. Вып. 3. С. 102–117.

Читанава С.М. Уточнение юго-западной ботанико-географической границы Колхиды // Тр. региональн. конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». Сухум, 2000. С. 68–72.

К ВОПРОСУ О ПОВОЛЖСКОМ ЭНДЕМИЗМЕ РОДА МАНЖЕТКА (*ALCHEMILLA* L.)

Чкалов А.В.

Нижний Новгород, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского

Несмотря на то, что утвердилась точка зрения о том, что проблема эндемизма не стоит для равнинных пространств столь же остро, как для горных (Толмачев, 1974), ее решение может быть не менее плодотворно и перспективно в отношении решения ряда проблем флорогенеза и географии растений, а также вопросов видообразования в отдельных систематических группах.

Важно отметить, что эндемики Центральной России в основной массе – апомиктические виды. Это представляется естественным в ключе соображений о сравнительной молодости современного растительного покрова Центральной России и большей динамичности эволюционных процессов у апомиктов в сравнении с амфимиктами (Кашин, Куприянов, 1993).

Изучение эндемизма в горных условиях позволило установить ряд закономерностей (Толмачев, 1974), в свете которых явление локального эндемизма кажется довольно естественным: 1) разнообразие экологических условий (микроклиматических и ценотических в частности); 2) подвижность субстратов, как причина нарушений растительного покрова; 3) богатство флоры (в силу указанных выше, а также исторических причин) – источник ресурсов для видообразования; 4) существование естественных преград (как изоляционный барьер для распространения видов, а при его нарушении – причина локальной интрогрессивной гибридизации между ними).

Факт существования локального эндемизма в равнинных условиях вступает в противоречие с тем, что совокупность последних демонстрирует ситуацию, противоположную описанной выше. Сравнительная бедность и однообразие флоры, ограниченное разнообразие местообитаний к которым относительно жестко приурочены ключевые флороценотипы, отсутствие локальных изоляционных барьеров обусловили в целом консерватизм растительного покрова: как в отношении состава видов, так и в отношении внутриценотических связей как результата коадаптации последних.

Существование эндемиков в таких условиях связывают с последствиями четвертичных оледенений (Грант, 1984; Тихомиров и др., 1973; Paun et al., 2006). Тем не менее, данная точка зрения не объясняет локальности распространения эндемиков. По крайней мере в отношении арктической флоры, в судьбе которой оледенения сыграли важнейшую роль, установлено преобладание широко распространенных видов, в том числе и среди эндемичных (Толмачев, 1986).

Изучение особенностей структуры ареалов некоторых среднерусских эндемиков рода, как мы полагаем, дает ключ к разрешению упомянутого противоречия.

A. substrigosa Juz. – типичный среднерусский эндемик, который был описан с территории г. Н. Новгорода (Здесь и далее номенклатура приводится согласно В.Н. Тихомирову (2001)). Он демонстрирует чрезвычайно высокую встречаемость и обилие в зоне флювиогляциальной активности и граничащих с нею

участках с более благоприятными для манжеток почвенными условиями в долинах Оки и Клязьмы в нижнем их течении (Тихомиров, 1990; Чкалов, Воротников, 2006). Причем даже лишь слегка ниже и выше по Волге в пределах Нижегородской области (в Городецком, Большемурашкинском, Кстовском районах) такой встречаемости и обилия вид уже не демонстрирует. Во многом сходную картину демонстрируют *A. litwinowii* Juz. (в долинах р. Оки и Волги) и *A. leiophylla* Juz. (в долине р. Ветлуги). Таким образом, мы находим возможным объяснить локальность поволжских эндемиков через приуроченность места их возникновения, соответственно, центра обилия и распространения к местам формирования водно-ледниковых отложений. Степень распространенности подобного явления косвенно (по распространению эндемиков) можно оценить: оно свойственно большинству рек, служивших стоком талых вод ледников.

Характеризуя черты современного распространения эндемичных для Средней России видов манжеток, можно выделить ряд закономерностей:

1. Возникновению нового вида должно предшествовать высвобождение или формирование новых экологических ниш. Рассматривая в связи с этим возможность возникновения новых видов в перигляциальной зоне, считаем ее довольно низкой. Состав растительности согласно палинологическим исследованиям ее очень специфичен, и, видимо, довольно постоянен, тесно сопряжен с данными специфичными условиями окололедниковой зоны. В связи с этим, высвобождающиеся территории не предоставляют качественно новых ниш и должны быть заняты той же самой флорой. Допуская возможность возникновения новых видов в ранний период формирования флоры перигляциальной зоны, мы должны указать, что число подобных видов должно быть невелико, и их разнообразие обеспечивало заполнение всех имевшихся (вероятно, не слишком разнообразных, если судить по богатству арктических флор) экологических ниш. Распространение же таких видов должно быть сплошным на территориях, переживших оледенения. Таким образом, возникновение нового вида вероятно лишь в случае, когда условия, обусловленные вторжением талых ледниковых вод, действуют на растительный покров к ним неадаптированный, то есть на удалении от непосредственной границы оледенения, в другой зоне растительности. Не исключено, что период, когда оставались незанятыми пространства и ниши, возникшие в результате аккумуляции флювиогляциальных отложений (некий «эффект новизны»), а экологические условия, состав растительности, и общеклиматический фон благоприятствовали для видообразования апомиктов, мог быть сравнительно быстротечен. Безусловно, что и интенсивность стока талых вод, и климатические условия, и соответствующие смены растительности конкретного участка скоррелированы с особенностями деградации оледенения, но оптимальное их соотношение для видообразования, вероятно, достигалось нечасто.

2. В связи с существованием мощного потока диаспор в направлении с северо-запада на юг и юго-восток, обусловленного флювиогляциальными и флювиальными явлениями, встречаемость эндемиков относительно места их возникновения неравномерна: к югу и юго-востоку она значительно выше, чем к северо-западу. Отмечается также приуроченность находок ряда видов, возникших северо-западнее относительно местонахождения, к зонам флювиогляциальной активности.

3. Интенсивность расселения вида убывает в связи с уменьшением с течением времени нарушенности растительного покрова, стабилизацией видового состава и внутриценотических связей на неоледеневавших повторно территориях.

4. Как следствие мы имеем ситуацию, что более поздно (после московского оледенения) возникшие на северо-западе эндемики имели большие возможности для расселения на территории Центральной России, «вычищенной» и московским, и днепровским оледенениями, чем виды, возникшие раньше (после днепровского оледенения), на территории, где был расположен его край (т.е. значительно юго-западнее), после отступания ледника к северу.

5. Количество стадий видообразования на конкретной территории коррелирует с количеством наблюдавшихся на ней периодов флювиогляциальной активности, и прямо зависит от количества «оптимумов» видообразования. В связи с упомянутыми выше причинами, виды, возникшие позднее, имеют меньшие возможности для расселения и более локальное распространение в сравнении с видами, возникшими на той же территории, но раньше. Соответственно, для удобства мы их будем называть поздней и ранней стадиями видообразования.

В соответствии с современными представлениями, флювиогляциальные явления и формирование водно- и озерно-ледниковых ландшафтов в Центральной России связано с несколькими стадиями днепровского и московского оледенений. Мощного потока талых вод валдайского оледенения не наблюдалось, но последствия их разлива ощутимо сказались на северо-западе Европейской части России (Почвенно-геологические…, 1984). В соответствии с этим, положение зоны (центра) обилия вида, скажем, на территории, которая во времена днепровского или московского оледенения находилась под ледниковым панцирем, позволяет датировать его возраст более поздним временем. Учет того, что место возникновения вида должно находиться на определенном удалении от перигляциальной зоны, при сопоставлении с данными геологии и

уточнением данных о конфигурации зоны обилия вида может позволить датировать время его возникновения с точностью до отдельных стадий упомянутых оледенений.

Проиллюстрируем описанные закономерности данными о распространении видов. Обильные на северо-западе (Псковская, Тверская, Московская области) эндемики (*A. heptagona* Juz., *A. semilunaris* Alechin, *A. gibberulosa* H. Lindb., *A. breviloba* H. Lindb.) б.м. обычны во всей Средней России (Глазунова, 2006), редеют на территории Нижегородской области. Мы их датируем позднемосковским временем. Виды, встречающиеся чаще, местами обильно на территории Ивановской области (*A. devestiens* Juz. (Борисова, Голубева, 2006), *A. stellaris* Juz. (М.А. Голубева, лич. сообщ.)), не редки и в Нижегородской области, и хотя довольно широко распространены, но встречаются в Средней России на порядок реже предыдущих видов (позднемосковское время). *A. substrigosa* и *A. litwinowii* обычные в Нижегородской области и в Марий-Эл (Абрамов, 1989), в Средней России – уже исключительная редкость (днепровское время). Эти виды – представители ранней стадии видообразования на соответствующих территориях.

Представители поздней стадии. *A. psiloneura* Juz. (Тверская, Московская обл., вероятно, калининское время), *A. sergii* V. Tichom. (Московская, Владимирская обл., позднемосковское время), *A. glyphodontha* Juz., *A. prasina* Juz. (Ивановская, Владимирская обл., оба вида нередки в Нижегородской обл., также как и *A. substrigosa* – в Приокском Полесье, московское время), *A. ventiana* V. Tichom., *A. czamsinensis* V. Tichom. (Мордовия, locus classicus неподалеку от места прорыва ледниковых вод из Мокши в Суру, московское время), *A. decalvans* Juz., *A. exilis* Juz. (Мордовия, Средняя Волга). В отношении многих эндемиков данные о распространении слишком фрагментарны, чтобы делать даже аналогичные предварительные выводы.

Мы не исключаем, что подобное «флювиогляциальное» видообразование может иметь вполне универсальный характер. В отношении по крайней мере десяти эндемиков Предуралья, не встречающихся в горах Урала, можно ожидать «флювиогляциальное» происхождение, с соответствующей возрастной дифференциацией, однако отсутствие в нашем распоряжении данных по их распространению не позволяет делать более определенные выводы. Аналогично ряд прибалтийских и арктических эндемиков могут иметь происхождение, связанное с последствиями стадий валдайского оледенения.

Наши наблюдения позволяют утверждать, что необходима дальнейшая работа по уточнению видового состава эндемиков и, прежде всего, поздней стадии видообразования, уточнение данных о распространении уже известных видов может значительно изменить существующие в литературе представления о структуре их ареалов. Планомерная работа в указанном направлении может позволить оценить количественно закономерности гибридогенного видообразования, как в отношении морфологическом, так и в отношении его масштабов, и, кроме того, объективные закономерности пространственного распределения морфологических признаков рода.

Литература

Абрамов Н.В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 157 с.

Борисова Е.А., Голубева М.А. Дополнения к флоре Ивановской и Костромской областей // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 335–340.

Глазунова К.П. Alchemilla L. — Манжетка // П.Ф. Маевский. Флора средней полосы евр. ч. России. 10-е изд., испр. и доп. М., 2006. С. 306–313.

Грант В. Видообразование у растений / Пер. с англ. М., 1984. 528 с.

Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. Саратов, 1993. 196 с.

Почвенно-геологические условия Нечерноземья / Гл. ред. Е. М. Сергеев. М., 1984. 608 с.

Тихомиров В.Н. Alchemilla L. – Манжетка // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. 6. Ч. 1 / Под ред. Б.А. Юрцева. С. 288–301.

Тихомиров В.Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81–86.

Тихомиров В.Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81–86.

Тихомиров В.Н. Род Манжетка – *Alchemilla* L. // Флора Вост. Европы. СПб., 2001. Т. 10 / Отв. ред. и ред. тома Н.Н. Цвелев. С. 470–531.

Тихомиров В.Н., Губанов И.А., Новиков В.С., Октябрева Н.Б., Глазунова К. П. Новые данные о флоре Владимирской области // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. №1. С. 60–66.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А.И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // А.И. Толмачев. Методы сравнительной флористики и проблема флорогенеза. Новосибирск, 1986. С. 120–131.

Чкалов А.В., Воротников В.П. Манжетки (*Alchemilla* L.) окрестностей биостанции ННГУ // Флористические исследования в Средней России, Тверь, 15–16 апр. 2006 г. М., 2006. С. 174–176.

Paun O., Stuessy T.F., Hörandl E. The role of hybridization, polyploidization and glaciation in the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex // New Phytologist. 2006. V. 171. P. 223–236.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОСУШЕННОГО ДНА АРАЛЬСКОГО МОРЯ

Шеримбетов С.Г.

Ташкент, Республика Узбекистан, научно-производственный центр «Ботаника» Академии наук Республики Узбекистан

«Задачи флористики и систематики более широкие, более научные – познание истории Земного Шара»

В.Л. Комаров

По последним данным общая площадь осушенного дна Аральского моря достигла около 4,5 млн га (Камалов, 2005), и его основная часть расположена на территории Республики Узбекистан. Вот уже 40-48 лет год за годом осушенная часть Арала становится еще суше зачет высыхания моря.

На осушенном дне Аральского моря возникла солончаковая пустыня, которая названа Аралкумом (Баратов, 2002). Почвенный состав данной территории состоит из солончаков и засоленных песков, но значительно большую часть занимают солончаки. Здесь господствуют все варианты солончаков: мокрые, пухлые, корковые, корково-пухлые и др (Ашурметов, Камалов, 1998; Камалов 2005).

Флора и растительный покров Юго-западного Аралкума мало изучены. В различных источниках поразному приводится флористический состав высших растений этого региона.

История исследования Юго-западного Аралкума тесно связано с исследованием Северной части Аралкума, которая касается Республики Казахстан и Приаралья (Шербаев, 1982; Вухрер, 1990; Кабулов, 1990; Димеева, Кузнецов, 1999; Димеева, 2004).

Камалов Ш. (2005), впервые изучив осушенную Южную часть Аральского моря (Муйнакский и Рыбацкий заливы), приводит 28 видов высших растений (из них 20 видов дикорастущие, 8 видов интродукцированные), относящихся к 6 семействам и 23 родам.

Цель данной работы – изучить естественный флористический состав Юго-западной части осушенного дна Аральского моря. В данной статье представлены результаты двухлетних флористических исследований. Исследования проводились на территории Юго-западной части Аралкума в течение 2006–2007 гг.

Во время экспедиции нами собран богатый гербарный материал. При определении растений использовались многотомные труды: «Флора Узбекистана», «Флора Казахстана», «Определитель растений Средней Азии», «Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма» и материалы лаборатории Центрального гербария НПЦ «Ботаника» АН РУз.

В результате изучения гербарных образцов установлено, что на данной территории произрастают 86 видов высших растений, относящихся к 2 отделам, 3 классам, 10 подклассам, 20 порядкам, 23 семействам и 55 родам. Из них около 60 видов впервые представлены на данной территории.

В данном списке названия сосудистых растений Юго-западной части осушенного дна Аральского моря даны по сводке С.К. Черепанова (1995) за исключением рода *Calligonum* L., а система по A. Engler и K. Prantl (1894).

Список растений Юго-западной части осушенного дна Аральского моря[4]

E p h e d r a c e a e D u m o r t.: *Ephedra distachya* L.*, E. strobilacea* Bunge

T y p h a c e a e J u s s.: *Typha angustifolia* L.

P o a c e a e B a r n h a r t: *Agropyron fragile* (Roth.) Nevski, *Bromus tertorum* L., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach., *E. distans* (C. Koch.) Nevski, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Stipagrostis pennata* Trin., *S. karelinii* Roshev.

C y p e r a c e a e J u s s.: *Carex physodes* M. Bieb.

L i l i a c e a e J u s s.: *Tulipa buhseana* Boiss.

A l l i a c e a e J. A g a r d h.: *Allium sabulosum* Stev. ex Bunge

P o l y g o n a c e a e J u s s.: *Atraphaxis spinosa* L., *Calligonum aphyllum* (Pall.) Gurke, *C. aralense* Borszcz., *C. caput-medusa* Schrenk, *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv., *C. eriopodum* Bunge

C h e n o p o d i a c e a e V e n t.: *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir., *A. moneta* Bunge, *A. pratovii* Sukhor, *A. tatarica* L., *Bassia hyssopifolia* (Pall.) Kuntze, *Corispermum aralocaspicum* Iljin, *C. lehmannianum* Bunge, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M.B., *Salicornia europaea* L., *Suaeda crassifolia* Pall., *S. microsperma* (C.A.

[4] Список составлен по итогам флористических исследований 2006–2007 гг.

Mey.) Fenzl, *Salsola arbuscula* Pall., *S. implicata* Botsch., *S. nitraria* Pall., *S. micranthera* Botsch., *S. orientalis* S.G. Gmel., *S. paletzkiana* Litv., *S. richteri* Kar., *Climacoptera aralensis* (Iljin) Botsch., *C. lanata* (Pall.) Botsch., *Halothamnus subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen, *Horaninovia excellens* Iljin, *H. ulicina* Fisch. et Mey., *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin, *Halimocnemis karelinii* Moq., *H. sclerosperma* (Pall.) C. A. Mey.

Caryophyllaceae Juss.: *Acanthopyllum borsczowii* Litv.

Ceratophyllaceae Juss.: *Ceratophyllum demersum* L.

Ranunculaceae Juss.: *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess.

Hypecoaceae Nakai: *Hypecoum parviflorum* Kar. et Kir.

Brassicaceae Burnett.: *Descurainia sophia* (L.) Webb. et Pranti, *Strigosella africana* (L.) Botsch., *S. brevipes* (Bunge) Botsch., *S. scorpioides* (Bunge) Botsch., *S. circinata* (Bunge) Botsch., *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Octoceras lehmannianum* Bunge

Fabaceae Lindl.: *Ammodendron conollyi* Bunge ex Boiss., *Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et Mey., *Astragalus ammodendron* Bunge, *A. lehmannianus* Bunge, *Glycyrrihiza glabra* L., *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Desv.

Peganaceae Tiegh.: *Peganum harmala* L.

Zygophyllaceae R. Br.: *Zygophyllum oxianum* Boiss.

Nitrariaceae Lindl.: *Nitraria schoberi* L., *N. sibirica* Pall.

Tamaricaceae Link.: *Tamarix elongota* Ledeb, *T. florida* Bunge, *T. hispida* Willd., *T. ramosissima* Ledeb

Limoniaceae Lincz.: *Limonium otolepis* (Schrenk) Kuntze

Asclepiadaceae R. Br.: *Cynanchum sibiricum* Willd.

Boraginaceae Juss.: *Heliotropium arguzioides* Kar. et Kir., *Heterocaryum rigidum* DC.

Solanaceae Juss.: *Lycium ruthenicum* Murr.

Asteraceae Dumort.: *Aster tripolium* L., *Karelinia caspia* (Pall.) Less., *Artemisia austriaca* Jacq., *A. terrae-albae* Krasch., *Senecio noëanus* Rupr., *Circium ochrolepideum* Juz., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey.

Анализ семейства флоры Юго-западного Аралкума позволяет нам считать крупными 7 семейств: *Chenopodiaceae* – 15 род, 29 вид; *Poaceae* – 5 род, 8 вид; *Asteraceae* – 6 род, 7 вид; *Brassicaceae* – 4 род, 7 вид; *Fabaceae* – 5 род, 6 вид; *Polygonaceae* – 2 род, 6 вид; *Tamaricaceae* – 1 род, 4 вид. Они содержат 67 вид, более 57 % общей флоры Юго-западного Аралкума.

Очевидно, большое разнообразие родов из семейств *Chenopodiaceae, Tamaricaceae, Polygonaceae, Fabaceae, Asteraceae, Poaceae* объясняется значительными размерами территории, разнообразием экологических условий.

Количество видов в родах также неодинаково. Так, из 55 родов 5 род: *Salsola* L. – 7 (8,2 %), *Calligonum* L. – 5 (5,9 %), *Tamarix* L. – 4 (4,7 %), *Atriplex* L. – 4 (4,7 %), *Strigosella* Boiss. – 4 (4,7 %) объединяют 24 вида (28,2 %). А на долю остальных 50 родов приходится 62 вида (71,8 %), из них 39 родов содержит по одному виду.

Следует отметить, что приведенные цифры о составе флоры Юго-западного Аралкума, не окончательны. Детальное дальнейшие изучение флоры, несомненно, должно привести к уточнению числа семейств, родов и видов флоры южной части осушенного дна Аральского моря.

Литература

Ашурметов О., Камалов Ш. Вслед за отступающими волнами // Экологический вестник Узбекистана. Ташкент, 1998. № 2. С. 15–16.

Баратов П., Маматқулов М., Рафиқов А. Ўрта Осиё табиий географияси. Тошкент, 2002. Б. 277–283.

Вухрер В.В. Формирования растительности новой суши в пустыне. Алма-Ата, 1990. 260 с.

Димеева Л.А. Экологические особенности растительного покрова Северо-западного побережья Аральского моря // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 2004. № 4. С. 23–28.

Димеева Л.А., Кузнецов Л.А. Флора Приморской полосы Аральского моря // Бот. журн., 1999. Т. 84. № 4. С. 39–52.

Кабулов С. Изменение пустынных фитоценозов при аридизации. Ташкент, 1990. 240 с.

Камалов Ш. Фитомелиорация солончаков Аралкума // Проблемы освоения пустынь, 2005. № 2. С. 21–22.

Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. I.

Коровина О.Н., Бахиев А., Таджитдинов М.Т., Сарыбаев Б. Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма. Ташкент, 1882–1983. Т. I–II.

Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968-1993. Т. I–X.

Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956–1966. Т. I–IX.

Флора Узбекистана. Ташкент, 1941–1962. Т. I–VI.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шербаев Б.Ш. Состав флоры южного побережья Аральского моря // Бот. журн., 1982. Т. 67. № 10. С. 1372–1377.

Engler A., Prantl K. Die natűrlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil III. Hälfte. 1. 396 s.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

Шлотгауэр С.Д.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Динамика растительного покрова Западной Пацифики связана с общим поднятием окраин Азиатского материка и дифференцированным вздыманием отдельных морфоструктур и их блоков с конца плиоцена и начала четвертичного периода. Другим важным фактором явилось направленное похолодание климата, начавшееся в миоцене, усилившееся в конце плиоцена, а в четвертичном периоде сменившееся чередованием холодных и теплых эпох (Величко, 1973; Криштофович, 1956; Юрцев, 1968; Юрцев, 1974).

В результате третичная флора, в том числе и ее важный компонент – тургайская флора, характеризующаяся богатством видового состава и обширным распространением, утратила позиции и сохранилась в значительно измененном составе на юге дальневосточного региона.

В раннем плейстоцене, в связи с тектонической активацией, горные структуры Прибрежный, Джугджур и Юдомо-Майский достигли 2000-метровой высоты. Здесь были распространены темнохвойные формации с примесью тсуги и широколиственных пород, позднее сменившееся елово-сосновыми и ольхово-березовыми лесами. В верхних поясах гор распространились лесотундры и горные тундры (Чемеков, 1975, Шер, 1971).

В среднечетвертичное время рельеф оставался близким к раннечетвертичному. Наступившее похолодание привело к образованию горно-долинных ледничков. Произошло вертикальное смещение древесной растительности на юг и в долины крупных рек. Свободные пространства от растительности занял перегляциальный пояс, который тянулся непрерывной полосой от Арктики до Сихотэ-Алиня. Береговая линия лежала на 300-400 км восточнее современной, шельф Охотского моря был обнажен (Готванский, 1975). Создались условия для существования и распространения к востоку континентальных видов ангаридской генетической группы. Ранее этому препятствовал влажный климатический режим океанического и субокеанического побережья.

Развитие высокогорных флор продолжало активизироваться в нижнечетвертичное время, для которого в дальневосточном регионе известны два похолодания, одно из которых – Муниканское оледенение, является самым значительным. Ряд горных систем (Джугджур, Ям-Алинь) достигли нижних пределов хионосферы (Чемеков, 1975). Регрессия Охотского моря обусловила усиление континентальности и ослабление летнего муссона. С этой эпохой связаны миграции горных континентальных сибирских видов по направлению к побережью и на юг Дальнего Востока, арктоальпийских видов с севера до Забайкалья и Сихотэ-Алиня. Условия для миграций создавались в перегляциальных зонах с благоприятными для криофилов экотопами.

Наступившие в позднечетвертичную эпоху межледниковья и связанные с ними потепления и трансгрессии морей Тихого океана способствовали расширению ареалов темнохвойных пород берингийской генетической группы и продвижению ее в западном направлении.

Последнее похолодание (28–10 тыс. лет) оказалось самым мощным и продолжительным для региона. Оно приходилось на эпохи Селитканского (Сартанско-Валдайского в Европе) горно-долинного оледенения (Величко, 1973; Чемеков, 1975). Эта эпоха отличалась крайней ксерофитизацией климата, из-за которого на востоке Азии возникли очень засушливые и холодные условия. Тихоокеанский летний муссон был ослаблен из-за регрессии морей. В обстановке сухих и морозных зим в северной половине региона шло интенсивное формирование мерзлотных ландшафтов. В этот период происходит расширение видов растений ангаридского гипоарктического географогенетического комплекса. Происхождение видов этой группы Юрцев Б.А. (1968) связывает с равнинными и низкогорными районами Восточной Сибири и обширными межгорными депрессиями Северо-Востока. Они характеризуются широким распространением олиготрофных лишайниково-моховых редкостойных лиственничников, с ерниками и кочкарными болотами эту группу образуют: *Ledum decumbens, Eriophorum vaginum, Carex melanocarpa, Valeriana capitata* и др.

Эти многообразные явления чередования ледниковых и межледниковых эпох усиливали и укрепляли связи гор Северо-Востока Азии, Южной Сибири и Средней Азии (Юрцев, 1974; Шер, 1971).

Ярким доказательством этих связей являются обнаруженные в горных системах Западной Пацифики тибетско-среднеазиатские, восточносибирские, североамериканские виды растений. В этих природных условиях так же возросли шансы флористического обмена между Арктикой и приморскими горными системами. Об этом свидетельствуют находки очагов арктических видов растений, удаленных на тысячи километров от Арктической зоны: *Carex glacialis, C. adelostoma, Salix arctica, S. polaris, Ranunculus nivalis, R. pygmaeus, Minuartia arctica, M. macrocarpa, M. rubella* и др.

Экология арктических видов, характер занятых ими экотопов (днища цирков, склоны каров с подтоком холодных вод) являются свидетельством их реликтовости. В последние десятилетие в связи с глобальным по-

теплением, происходит интенсивное сокращение площадей снежников и многолетних наледей, что способствует разрушению местообитаний видов растений северных широт.

На отдельных горных сооружениях, расположенных вне зон перегляциальных поясов, создавались условия для автохтонного развития флоры. Ореофитизация растительного покрова осуществлялась благодаря поднятию горных структур Охотско-Чукотского вулканического пояса. Рост Джугджура, Прибрежного и Герана, расширение безлесных каменистых пространств, приморское положение этих поднятий создавало предпосылки для появления и распространения растений эрозиофилов, которые ранее существовали в составе скальной флоры неморальной растительности.

Развитие высокогорных флор было длительным и поскольку оно было поступательным, то к концу неогена привело к увеличению богатства и разнообразия их видового состава. Если для неморальной флоры наступление четвертичного периода было катастрофой, то для высокогорий оно означало новый этап развития.

Интенсивно обновляющиеся горные территории, такие как Баджальский антиклинорий, являются в настоящее время ареной интенсивно идущих процессов видообразования. Эволюционная направленность в образовании новых видов и рас связана с ореофитизацией и криофитизацией. Образовались взаимозамещающие друг друга виды растений в лесном и гольцовом высотных поясах растительности: *Senecio nemorensis = S. bojcoanus; Aconitum karafutense = A. baburinii; Leontopodium conglobatum = L. blagovecszenskyi* и др.(Ворошилов, Шлотгауэр, 1986).

Таким образом, отдельные регионы Западной Пацифики являются экотоном планетарного ранга, так как здесь прослеживается зона контакта флор Северной Ангариды, Берингии, Эоарктики (Шер, 1961; Юрцев, 1974). Рубежи между экосистемами, содержащие виды берингийского и ангаридского происхождения, очень сложны и имеют фестончатый характер.

Это связано с тем, что в субокеанической зоне Охотии из-за сложной орографии отмечается пестрый набор микроклиматов с резкими градиентами континентальности-океаничности (Петров, 1972; Шлотгауэр, 1990). Это позволяет экосистемам как берингийского и ангаридского происхождения простираться по горным коридорам в казалось бы не свойственные им пределы: первым до хребтов Геран и Кондёр (150-200 км от побережья), вторым – достигать побережья.

Особенно резок градиент континентальности-океаничности на пространстве между побережьем Охотского моря и межгорными котловинами рек Батомга, Челасин, Сев. Уй, Улья и средним течением рек Ульбея и Охота (Петров, 1972). Эту субокеаническую зону хребтов Прибрежного и Джугджура (восточный склон), Ульинского и Кухтуйского В.Н. Васильев (1939) приводил в качестве примера основных местоположений охотских эндемов. Подобную закономерность отмечал в пределах горного северо-запада Северной Америки E. Hultén (1968), указывавший в верховьях рек Тананы и Юкона наибольшее число эндемичных таксонов. Фактическое подтверждение существования очагов эндемизма в Приохотье мы находим во флористических работах (Ворошилов, 1977; Юрцев, Хохряков, 1975; Шлотгауэр, 1990).

Роль отмеченных «аппендиксов» в горах и долинах Охотского побережья трудно переоценить. Они издавна служили центрами обмена диаспор, источником проявления интрогрессивной гибридизации, постоянных процессов адаптивного морфогенеза и формообразования.

Совокупность имеющихся в литературе биогеографических и отчасти палеонтологических данных приводит многих исследователей к признанию исключительности флор приберенгийских территорий, заставляя считать эту часть северной Голарктики своеобразной флорогенетической лабораторией Азиатского континента.

Литература

Васильев В.Н. Эндемы охотской флоры // Президенту Академии наук СССР акад. В.Л. Комарову. Л., 1939. С. 43–49.

Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Наука, 1958. С. 361–457.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 184 с.

Ворошилов В.Н. Новый вид камнеломки с хребта Геран // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 103. С. 39–40.

Ворошилов В.Н., Шлотгауэр С.Д. Семь новых таксонов дальневосточной флоры // Бюл. МОИП Отд. биол.1986. Вып. 4. С. 117–120.

Готванский В.И. Четвертичное оледенение юго-западной части хребта Джугджур // Геоморфология и палеогеография Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 55–69.

Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 2. С. 21–86.

Петров Е.С. Климатическое районирование Хабаровского края // Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Хабаровск: ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 70–93.

Чемеков Ю.Ф. Западное Приохотье // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1975. 122 с.

Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 1971. 237 с.

Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 158 с.

Юрцев Б.А., Хохряков А.П. Анализ флоры Ольского плато (в сязи с историей растительного покроава Колымского нагорья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 120–134.

Hultén E. Flora of Alaska and neighbouring territories. California: Stanford Univ. Press, 1968. 1008 p.

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Юрова Э.А.

Великий Новгород, Новгородский государственный университет

Сообщается о находках 11 видов цветковых растений, из них 1 вид включен в Красную книгу России Перечень.., 2005); 3 вида – не отмеченные ранее на территории области, 5 – в новых флористических районах, 2 вида – дичающие, ранее не отмеченные в природной флоре.

Galium wirtgenii – Подмаренник Виртгена. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Велебицы, луг на склоне коренного берега р. Шелонь, у бывшей школы за церковью. Несколько растений, совместно с бурачниковыми: *Echium vulgare, Anchusa officinalis, Lycopsis arvensis*. Ранее в Новгородской обл. не отмечен. Ареал включает Северную и Среднюю Европу, Сибирь. Известно место произрастания этого вида в Ленинградской области близ с. Орехово, на склонах камовых холмов (Цвелев, 2000). Следует включить в число охраняемых по области.

Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soo s. l. – Пальчатокоренник Траунштейнера (Перечень.., 2005 г.). 17. 06. 07. Маревский р-н, д. Хлебалово. Обочина заброшенной дороги в лес, перпендикулярной «священному» ручью. Два растения. Нижне-Ловатский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Botrychium matricariifolium (A. Br. ex Döll.) Koch. – Гроздовник ромашколистный. 06. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки. Несколько растений. Сосново-березовый лес зеленомошник (сосна посажена в 1948 г.). Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Festuca brevipila Tracey. – Овсяница коротковолосая. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки, Марьин утес – высокий берег р. Шелонь. Сосновый лес, часто посещаемый, подверженный низовому палу. Доминирует в наземном покрове. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечена.

Circaea quadrisulcata (Maxim.) Franch. et Savat. – Двулепестник четырехбороздный. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Песочки, берег р. Шелонь, основание склона Марьина утеса. Древесно-кустарниковые заросли с широколиственным элементом флоры. Несколько растений. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Anthyllis vulneraria L. – Язвенник ранозаживляющий. 08. 07. 06. Солецкий р-н, д. Велебицы, суходольный луг на коренном берегу р. Шелонь. Три растения. Нижне-Шелонский флористический р-н, в котором ранее не отмечен.

Гербарий хранится в гербарной аудитории ИСХПР НовГУ (Великий Новгород, ул. Советской Армии, д. 7, ауд. 410).

Автор благодарит Н.Н. Цвелёва (БИН РАН) за уточнение определения видов.

Литература

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской федерации: приложение к приказу МПР России от 25 октября 2005 № 289.

Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 782 с.

С Е К Ц И Я

ПАЛЕОБОТАНИКА

СОСТАВ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ ФЛОРЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ АНТИБЕС (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

Алексеев П.И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Местонахождение Антибес приурочено к верхнемеловым континентальным отложениям Чулымо-Енисейской впадины. Оно расположено в бассейне реки Кии, правого притока Оби, рядом с поселком Антибес, находящимся примерно в 8 км на запад от г. Мариинска. Район в основном закрыт четвертичными отложениями, так что наблюдать более древние горные породы можно лишь в искусственных обнажениях – стенках старых карьеров, которые быстро разрушаются и зарастают. Флоросодержащие отложения относятся к нижней части сымской свиты, датируемой коньком-маастрихтом. Растительные остатки представляют собой рельефные отпечатки листьев и побегов на алевролитах, тонкие прослои которых располагаются в толще каолинизированного песчаника. Растительные ткани полностью замещены неорганическими минеральными соединениями.

Определение систематического состава антибесской флоры и ее возраста сделаны на основе изучения собранных нами новых коллекций и ревизии данных предыдущих исследователей (Хахлов, 1930; Черепнин, 1940; Ананьев, 1955; Байковская, 1957; Лебедев, 1962), коллекции которых, к сожалению, не сохранились. В целом можно сказать, что антибесский флористический комплекс представлен в основном цветковыми растениями. Найдено только два вида папоротников – *Asplenium dicksonianum* Heer и *Heroleandra* sp., а из голосеменных *Ginkgo* ex. gr. *adiantoides* (Ung.) Heer и малочисленные фрагменты облиственных побегов *Sequoia* sp. Среди цветковых наиболее характерными являются роды *Trochodendroides* и *Paraprotophyllum*. Отпечатки листьев этих таксонов встречаются в большом количестве и часто образуют листовые кровли. Кроме рода *Paraprotophyllum*, платановые в антибесской флоре представлены родом *Platanus* с мелкими ромбовидными листьями. Другие таксоны, такие как *Liriodendrites, Menispermites, Araliaephyllum, Cissites, Celastrophyllum* и несколько неопределенных форм, имеющих цельнокрайние листья, встречаются значительно реже и обычно представлены фрагментарными остатками.

В состав антибесской флоры входят папоротники *Heroleandra* sp. порядка *Heroleandrales*. Это вымершие гетероспоровые папоротники, имеющие одиночные амфиспоровые спорангии, продуцирующие как микроспоры, так и мегаспоры. Мегаспоры одинаково развиты в тетраде (у представителей порядков *Marsileales* и *Salviniales* мегаспорангии содержат по одной функционирующей мегаспоре). Другие находки *Heroleandrales* известны из сеноманских отложений Чулымо-Енисейского бассейна и среднеальбских отложений Западного Казахстана (Красилов, Головнева, 2000; Головнева, Красилов, 2001).

Систематическое положение рода *Liriodendrites* точно не установлено, его кожистые листья характерной двулопастной формы встречаются в некоторых позднемеловых флорах Северной Америки и Северной Азии. Его находка в составе антибесской флоры интересна тем, что это самое раннее проявление рода в палеонтологической летописи.

Род *Menispermites* характеризуется лопастными листьями с пельтатным основанием, которые впервые были описаны под родовым названием *Acer.* Он широко распространен в различных флорах сеноманатурона северного полушария.

Систематическое положение родов *Araliaephyllum* и *Cissites* не установлено. Они характеризуются лопастными листьями с пальчатым жилкованием. Ряд видов из этих родов описан из меловых отложений северного полушария.

Род *Trochodendroides* представлен округлыми, сердцевидными и эллиптическими морфотипами мелких и средних размеров. Восемь разных видов, отнесенных предыдущими исследователями не только к *Trochodendroides*, но и к современным родам *Populus, Zizyphus* и *Paliurus*, должны быть отнесены к этому роду. В действительности в антибесской флоре, вероятнее всего, присутствует один вид рода *Trochodendroides*, по морфологии сходный с *T. zizyphoides* Budants. из турон-коньякской вилюйской флоры и туронской флоры Новосибирских островов. Вместе с листьями *Trochodendroides* встречаются остатки мелких плодов *Nyssidium*.

Наши сборы показали, что в антибесском захоронении, наряду с остатками листьев *Trochodendroides*, доминируют листья рода *Paraprotophyllum*. Этот род характеризуется листьями с пальчато-перистым или перистым краспедодромным жилкованием и зубчатым краем, как безщитковыми, так и с небольшим щитком. Он наиболее характерен для туронских и коньякских флор Сахалина, Северо-Востока и Восточной Сибири (Герман, Лебедев, 1991; Герман, 1994; Головнева, 2005). По строению кутикулы, изученному для *P. lindense*, подтверждена принадлежность этого рода к платановым. Листья *Paraprotophyllum* из антибесской флоры ранее включались в состав родов *Pseudoprotophyllum* или *Viburnum* (Черепнин, 1940; Лебедев, 1962).

Кроме перечисленных выше таксонов, в работах Хахлова (1930) и Ананьева (1955) приводятся изображения около 10 морфотипов, которые имеют плохую сохранность. Они описаны под названиями

Prunus, Protophyllum, Magnolia, Juglans, Alnus, Ficus, Populus, Acer. Среди них могут быть переопределены только остатки *Cissites* sp. По нашим данным, современные роды цветковых практически не встречаются в антибесской флоре.

Наиболее характерной особенностью антибесского комплекса большинство предыдущих исследователей считали обилие листьев троходендроидесов. На этом основании антибесскую флору сближали с цагаянской и рассматривали как самое верхнее звено развития меловой флоры Сибири, датируя данием или маастрихтом-данием (Ананьев, 1955; Байковская, 1957; Лебедев, Маркова, 1962). Ошибочные определения образцов плохой сохранности, отнесенных к современным родам *Acer, Prunus, Juglans, Alnus, Populus*, также способствовали омоложению возраста антибесской флоры.

В настоящее время установлено, что род *Trochodendroides* характерен не только для флор датского возраста. Он начинает развиваться в Сибири с сеномана и составляет значительную долю во всех флорах верхнего мела (Головнева, 2005). Таким образом, этот род не может служить точным индикатором возраста. Вид *Trochodendroides zizyphoides*, с листьями которого наши находки имеют наибольшее сходство, характерен для турон-коньякской флоры Вилюя и туронской флоры Деревянных гор на о. Новая Сибирь.

Возраст местонахождения определен по систематическому составу флоры и его стратиграфическому положению. Известно, что флороносные слои антибесского местонахождения относятся к сымской свите Чулымо-Енисейской впадины и залегают стратиграфически выше образований симоновской свиты. Из верхней части симоновской свиты известна касская флора туронского возраста, однако антибесская флора не имеет общих с ней таксонов, кроме таких широкораспространенных форм, как *Asplenium dicksonianum, Ginkgo* ex gr. *adiantoides* и *Menispermites* (Головнева, 2005). Антибесская флора также значительно отличается от сымской флоры из вышележащей верхнесымской подсвиты. Для последней характерно доминирование узколистных нелопастных платановых и обилие хвойных из таксодиевых и кипарисовых. Возраст сымской свиты в целом определяется как коньяк-маастрихт на основании палинологических данных (Булынникова и др., 1968). Поэтому систематический состав и стратиграфическое положение антибесской флоры позволяет нам оценить ее возраст как нижнесенонский, вероятнее всего, коньякский.

Поскольку флора антибесского местонахождения очень своеобразна, то в отличие от предыдущих исследователей (Лебедев, 1955; Лебедев, Маркова, 1962), мы полагаем, что антибесский комплекс растений характеризует самостоятельный этап развития позднемеловой флоры Западной Сибири, занимающий промежуточное положение между касским этапом (турон) и сымским (маастрихт).

Литература

Ананьев А.Р. Антибесский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемой фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 205–209.

Байковская Т.Н. О верхнемеловых флорах Чулымо-Енисейского бассейна // Сб. ст. «Памяти А.Н. Криштофовича». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 65–99.

Булынникова А.А., Резапов А.Н., Пучкина В.В., Стороженко Н.Н. Геологическое строение и перспективы нефтегазоносности приенисейской части Западно-Сибирской низменности // Труды СНИИГГИМС. Вып. 41. М.: Недра, 1968. 216 с.

Герман А.Б., Лебедев Е.Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки // Труды Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468. М.: Наука, 1991. 161 с.

Герман А.Б. Разнообразие меловых платанообразных Анадырско-Корякского субрегиона в связи с изменениями климата // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 4. С. 62–77.

Головнева Л.Б. Формирование меловой бореальной флоры цветковых в Северной Азии // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии. Труды Международной палеоботанической конференции. Москва, 17–18 мая 2005 г. (Отв. ред. М.А. Ахметьев, А.Б. Герман). М.: ГЕОС, 2005. Вып. 1. С. 78–83.

Головнева Л.Б., Красилов В.А. Новый род гетероспоровых папоротников порядка *Heroleandrales* из нижнего мела Западного Казахстана // Палеонтол. журн. 2001. № 3. С. 108–112.

Красилов В.А., Головнева Л.Б. Новый порядок гетероспоровых растений из верхнего мела реки Кемь, Западная Сибирь // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 84–92.

Лебедев И.В. Меловая система // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 183–186.

Лебедев И.В. Верхнемеловые растения // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири // Труды СНИИГГиМС. Вып. 22. Л.: Гостоптехиздат., 1962. С. 237–282.

Лебедев И.В., Маркова Л.Г. Очерк развития верхнемеловой флоры Западной Сибири // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Л.: Гостоптехиздат., 1962. С. 229–236. (Труды СНИИГГиМС. Вып. 22).

Хахлов В.А. Остатки третичной флоры с разъезда Антибес // Изв. Западно-Сибирского отдел. Геол. ком. 1930. Сер. 10. Вып. 2. С. 37–46.

Черепнин В.К. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры покрытосеменных растений // Труды конференции по изучению и освоению производительных сил Сибири. 1940. Т. 2. С. 431–442.

ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *QSEQUOIOIDEAE* (*CUPRESSACEAE*) ИЗ МЕЛОВЫХ И ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Афонин М.А., Блохина Н.И.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

В настоящее время секвойевые в ранге самостоятельного подсемейства *Sequoioideae* (Luerss.) Quinn включены в состав семейства *Cupressaceae* Rich. ex Bartling (Gadek et al., 2000; Farjon, 2005; Schulz, Stützel, 2007). Подсемейство *Sequoioideae* включает три монотипных рода: *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* J. Buchh. и *Metasequoia* Miki ex Hu et W.C. Cheng., имеющих ныне весьма ограниченные ареалы.

Вечнозеленые *Sequoia sempervirense* (D. Don) Endl. и *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buch. распространены на тихоокеанском побережье США. *Sequoia* произрастает на западных склонах Каскадных гор, Берегового хребта и Сьерра-Невады на высоте 600–1500 (2000) м над ур. моря, образуя лесные массивы вместе с другими хвойными или чистые секвойевые леса, а *Sequoiadendron* – только на западных склонах Сьерра-Невады и образует небольшие рощи на высоте 1500–2000 м над ур. моря (Flora of North America of Mexico, 1993). Веткопадная *Metasequoia glyptostroboides* Miki ex Hu et W.C. Cheng сохранилась лишь в провинциях Сычуань и Хубэй (Китай), произрастает по склонам горных ущелий с повышенной влажностью воздуха, в долинах рек, вдоль ручьев и в лощинах на высоте 700–1350 (1500) м над ур. моря; растет разобщенными группами и в виде одиночных деревьев в смешанных широколиственных лесах с небольшой примесью хвойных (Flora of China, 1999).

Подсемейства, входящие в состав семейства *Cupressaceae* s. l. (*Callitroideae* Saxton, *Athrotaxidoideae* Quinn, *Cunninghamioideae* (Hayata) Quinn, *Cupressoideae* Rich. ex Sweet, *Sequoioideae, Taiwanioideae* (Hayata) Quinn и *Taxodioideae* Endl. ex K. Koch) иногда с трудом различаются между собой по ксилотомическим признакам, поэтому ископаемые древесины подсемейства *Sequoioideae* описывались под разными формальными родовыми названиями: *Taxodioxylon* Hartig emend. Gothan, *Sequoioxylon* Torrey, *Metasequoioxylon* Greguss и *Cupressinoxylon* (Göeppert emend. Kraus) Kräusel.

Формальный род *Taxodioxylon* объединяет ископаемые древесины, сходные по анатомическим признакам с древесиной современных *Sequoia, Sequoiadendron, Metasequoia* (*Sequoioideae*)*, Taxodium* Rich. (*Taxodioideae*) и *Athrotaxis* D. Don (*Athrotaxidoideae*). Формальный род *Sequoioxylon*, предложенный для ископаемых древесин таксодиевых с травматическими смоляными ходами, R. Kräusel (1949) рекомендовал использовать только для древесин непосредственно секвойевых. Правомочность применения формального рода *Metasequoioxylon* для ископаемых древесин *Metasequoia* сомнительна, поскольку диагноз этого рода включает древесины всех *Sequoioideae*. Ряд ископаемых древесин секвойевых при недостаточно хорошей сохранности был описан как *Cupressinoxylon*. Например, ископаемые древесины *Sequoiadendron* описывались как *Cupressinoxylon wellingtonioides* (Prill) Kräusel (цит. по Яценко-Хмелевский, 1954).

Тем не менее, некоторые диагностические признаки позволяют отличать древесину представителей *Sequoioideae* от древесины других *Cupressaceae* s. l. Для *Sequoioideae* характерно наличие лучевых трахеид, травматических смоляных ходов или цист и только гладких или узелковых (но не зубчатых и не пористых) поперечных стенок клеток осевой паренхимы (Basinger, 1981; Блохина, 2004; Blokhina, 2002).

Однако гладкие поперечные стенки клеток осевой паренхимы и у *Cryptomeria* D. Don (*Taxodioideae*), представителей монотипных подсемейств *Cunninghamioideae, Taiwanioideae* и *Athrotaxidoideae*, некоторых *Callitroideae* и *Cupressoideae*. Более того, у *Athrotaxis* (*Athrotaxidoideae*) и *Cryptomeria* (*Taxodioideae*) встречаются схизогенные полости. Лучевые трахеиды имеются у *Chamaecyparis* Spach, *Cupressus* L.*, Thuja* L., *Thujopsis* (Thunberg ex L.f.) Siebold et Zucc. ex Endl., *Juniperus* L. (*Cupressoideae*), *Fitzroya* Hook. f. ex Lindl. и *Libocedrus* Endl. (*Callitroideae*). Все это в ряде случаев может затруднять диагностику древесины *Sequoioideae*, особенно ископаемых представителей.

Поэтому для определения необходимо использовать дополнительные признаки – учитывать рядность и диаметр пор на радиальных стенках трахеид; количество пор на полях перекреста, их расположение и тип; высоту лучей (Блохина, 2004; Blokhina, 2002). Для *Sequoioideae* характерны наибольшие среди *Cupressaceae* s. l. высота лучей (75 клеток), рядность (встречаются 4- и 5-рядные) и диаметр пор (20–22 мкм) на стенках трахеид, наибольшее количество пор (10) на полях перекреста и в одном горизонтальном ряду (5 пор), а также типично таксодиоидный тип пор полей перекреста в ранней древесине.

Тем не менее, у близкого рода *Taxodium* (*Taxodioideae*) лучи достигают 60 клеток в высоту, встречаются 4-рядные поры на стенках трахеид, а на полях перекреста 4 таксодиоидные поры в одном горизонтальном ряду. Однако древесина *Taxodium* отличается наличием (наряду с гладкими и узелковыми) пористых или отчетливо зубчатых поперечных стенок клеток осевой паренхимы, отсутствием лучевых трахеид и смоляных вместилищ. У *Cryptomeria* на радиальных стенках трахеид иногда встречается 3-рядная супротивная поровость, но на полях перекреста – пиноидно-окаймленные поры, не характерные для *Sequoioideae*.

В результате сравнительного анализа анатомического строения древесины представителей *Sequoioideae* (Блохина, 2004; Blokhina, 2002) выявлено, что *Sequoia, Sequoiadendron* и *Metasequoia* по ксилотомическим признакам практически не различимы. Иногда можно отличить древесину *Sequoia* при максимальном развитии таких признаков, как рядность пор на радиальных стенках трахеид (4- и 5-рядные поры), количество пор на полях перекреста (10) и в одном горизонтальном ряду (5 пор), высота лучей (75 клеток) и протяженность в них 2-рядных участков (до 15–20 клеток). Кроме того, у *Sequoia* в 1-рядных лучах могут присутствовать 3- и 4-рядные участки, иногда встречаются полностью 2-рядные лучи, лучевые трахеиды не только краевые, но и срединные, а травматические смоляные ходы как вертикальные, так и горизонтальные. У *Metasequoia* – самые крупные поры (20–22 мкм в диаметре) на радиальных стенках трахеид.

На российском Дальнем Востоке (РДВ) ископаемые древесины с признаками анатомического строения древесины представителей подсемейства *Sequoioideae* описаны из маастрихта Зейско-Буреинской впадины (Приамурье) – *Sequoioxylon tsagajanicum* Blokh. et M. Afonin sp. nov., палеоцена – нижнего эоцена мыса Чемрыл (северо-западная Камчатка) – *S. chemrylicum* Blokh. (Блохина, 1997); палеоцен/эоцена р. Агнево и нижнего миоцена р. Августовка (западный Сахалин) – *S. sachalinicum* Blokh. (Блохина, 2004), эоцен/олигоцена п-ова Клерка (Южное Приморье) – *Metasequoia klerkiana* Blokh. (Блохина, 1977, 1982), олигоцена – р. Таловка (северо-западная Камчатка) – *Sequoioxylon talovskiense* Blokh. sp. nov., верхнего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) – *S. sizimanicum* Blokh. (Блохина, 1986) и среднего миоцена залива Корфа (северо-восточная Камчатка) – *Metasequoia korfiense* Blokh. (Blokhina, 1995).

Обнаруженные на РДВ ископаемые древесины *Sequoioideae* характеризуются наличием 1- и 2-рядной (преимущественно) супротивной поровости радиальных стенок трахеид; 3-рядные поры отмечены только у *Sequoioxylon tsagajanicum* sp. nov., *Metasequoia klerkiana* и *M. korfiense.* Наиболее крупные поры на радиальных стенках трахеид у *Sequoioxylon sachalinicum*, *S. talovskiense* sp. nov. и *Metasequoia korfiense* (24 мкм, 21 мкм и 20 мкм в диаметре соответственно). У *M. korfiense* и наиболее крупные поры на тангентальных стенках трахеид (10–13 мкм в диаметре); наиболее мелкие поры (7–11 мкм в диаметре) – у *Sequoioxylon tsagajanicum* sp. nov.

Самые высокие лучи у *S. chemrylicum* (90 клеток), *S. sizimanicum* (80 клеток) и *S. tsagajanicum* sp. nov. (70 клеток), у них же и наиболее протяженные 2-рядные участки в 1-рядных лучах (у *S. chemrylicum* и *S. tsagajanicum* sp. nov. – 13 слоев клеток, у *S. sizimanicum* – 9 слоев клеток). У *S. chemrylicum* в 1-рядных лучах встречается иногда один 3- или 4-рядный слой, а у *S. sizimanicum* встречены полностью 2-рядные лучи (до 10 клеток высотой).

Наибольшее количество пор на полях перекреста у *S. sachalinicum* (8 пор) и *S. tsagajanicum* sp. nov. (6 пор), у них же и наибольшее количество пор (5 и 6 соответственно) в одном горизонтальном ряду. Травматические горизонтальные смоляные ходы, наряду с вертикальными, имеются у *S. talovskiense* sp. nov. У *S. chemrylicum* лучевые трахеиды иногда образуют самостоятельные 1–3-слойные лучи.

Узелки на поперечных стенках клеток осевой паренхимы обнаружены у *Sequoioxylon tsagajanicum* sp. nov. и *S. sizimanicum* (до 5 и до 3 узелков соответственно).

В Зейско-Буреинской впадине (Приамурье), наряду с остатками ископаемой древесины представителей *Sequoioideae*, из отложений маастрихтского возраста описаны растительные отпечатки *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney и *Sequoia affinis* Lesq. (Ахметьев и др., 2002).

В то же время на мысе Чемрыл (северо-западная Камчатка) *Sequoioideae* отсутствуют среди растительных отпечатков палеоценового – раннеэоценового возраста, хотя многочисленные остатки *Metasequoia occidentalis* обнаружены вдоль побережья от устья р. Пустая до бухты Подкагерная (Буданцев, 1997). Установлена *Metasequoia* и в олигоцене в бассейне р. Таловка (Геологическая карта.., 1985).

Среди растительных отпечатков палеоцен/эоценового возраста по р. Агнево и раннемиоценового возраста – по р. Августовка (западный Сахалин) представители *Sequoioideae* тоже не приводятся. Их остатки в палеоцен/эоценовых отложениях встречены вдоль побережья севернее устья р. Агнево, в районе пос. Дуэ – *Metasequoia occidentalis* (Красилов, 1973), а в нижнемиоценовых отложениях – на побережье в районе мыса Хойнджо – *M. disticha* (Heer) Miki (Красилов, Кундышев, 1982).

Из эоцен/олигоценовых отложений п-ова Клерка (Южное Приморье) по листовым отпечаткам А.Н. Криштофович определил *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer (цит. по Блохина, 1977).

В районе бухты Сизиман (Хабаровский край) растительные отпечатки палеогеновых *Sequoioideae* представлены *Metasequoia occidentalis* (цит. по Блохина, 1986).

Из среднего миоцена залива Корфа (северо-восточная Камчатка) описаны отпечатки побегов *M. disticha*, вероятно, входившей в состав склоновой растительности долинного характера (Челебаева, 1978). Однако борта долины, по-видимому, были значительно удалены от места аккумуляции, что подтверждается лучшей сохранностью и большим количеством ископаемых древесин по сравнению с отпечатками растений.

Работа поддержана грантами Президиума РАН и ДВО РАН (проекты 06-I-П11-022 и 06-I-П18-081) и Президиума ДВО РАН (№ 06-III-А-06-139).

Литература

Ахметьев М.А., *Кезина Т.В.*, *Кодрул Т.М.*, *Манчестер С.* Стратиграфия и флора пограничных слоев мела и палеогена юго-восточной части Зейско-Буреинского осадочного бассейна // Сб. памяти В.А. Вахрамеева. М., 2002. С. 275–315.

Блохина Н.И. Древесина *Metasequoia klerkiana* sp. nov. из палеогеновых отложений Юго-Западного Приморья // Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 18–21.

Блохина Н.И. Дополнительные данные о палеогеновом виде *Metasequoia klerkiana* (*Taxodiaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 988–990.

Блохина Н.И. Древесина секвойи из позднего олигоцена бухты Сизиман (Хабаровский край) // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 131–135.

Блохина Н.И. Ископаемая древесина *Sequoioxylon chemrylicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) из палеогена бухты Чемурнаут (Камчатка) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 113–117.

Блохина Н.И. О некоторых особенностях анатомического строения древесины современных и ископаемых таксодиевых // Строение, свойства и качество древесины-2004. СПб., 2004. С. 44–47. (Тр. IV Междунар. симп. Т. I).

Блохина Н.И. Ископаемая древесина *Sequoioxylon sachalinicum* sp. nov. (*Taxodiaceae*) из третичных отложений Западного Сахалина // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 139–147.

Буданцев Л.Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997. 115 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 19).

Геологическая карта СССР. Масштаб 1:1000000 (новая серия). Объяснительная записка. Лист P-58, 59 – Каменское. Л., 1985. 182 с.

Красилов В.А. Новые данные по флоре и фитостратиграфии верхнего мела Сахалина // Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1973. С. 52–77.

Красилов В.А., *Кундышев А.С.* Смена флор в опорном кайнозойском разрезе западного Сахалина и корреляция континентального миоцена // Тихоокеанская геология. 1982. № 4. С. 90–95.

Челебаева А.И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки (флоры стратотипа корфовской серии). М., 1978. 155 с.

Яценко-Хмелевский А.А. Древесины Кавказа. Ереван, 1954. 674 с.

Blokhina N.I. Petrified wood of *Metasequoia* from Miocene of Kamchatka (Korfa Bay) // Paleontol. J. 1995. Vol. 29. N 1a. P. 103–112.

Blokhina N.I. On some aspects of systematics, evolution and phylogeny of the redwood plants by wood anatomy // Abstr. 6th European Paleobot.-Palynol. Conf. Athens (Greece), 2002. P. 59–60.

Basinger J.F. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of southern British Columbia // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 12. P. 2379–2410.

Farjon A. Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. Royal Botanic Gardens, Kew, U.K., 2005. 643 p.

Flora of China. Vol. 4. (Cycadaceae through Fagaceae) / Wu Zhengyi, P.H. Raven (eds). St. Lois, 1999. 454 p.

Flora of North America of Mexico. Vol. 2. New-York, 1993. 475 p.

Gadek P.A., *Alpers D.L.*, *Heslewood M.M.*, *Quinn C.J.* Relationships within Cupressaceae sensu lato: a combined morphological and molecular approach // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 7. P. 1044–1057.

Kräusel R. Die fossilen Koniferen-Hölzer. Tl. 2 // Palaeontographica. Abt. B. 1949. Bd. 89. Lf. 4–6. S. 83–203.

Schulz C., *Stützel T.* Evolution of taxodiaceous *Cupressaceae* (*Coniferopsida*) // Organisms. Diversity & Evolution. 2007. N 7. P. 124–135.

ИСКОПАЕМАЯ КЕТЕЛЕЕРИЯ (СОСНОВЫЕ) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

Блохина Н.И., Афонин М.А., Бондаренко О.В.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Современный род *Keteleeria* Carrière включает три вида: *K. fortunei* (Andr. Murray) Carrière, *K. davidiana* (Bertrand) Beissner и *K. evelyniana* Masters, при этом *K. fortunei* наиболее отчетливо отличается от двух других видов, а *K. evelyniana*, вероятно, может рассматриваться в качестве подвида *K. davidiana* (Farjon, 1989). В отличие от прошлых геологических эпох, *Keteleeria* имеет весьма ограниченный ареал, произрастая в Центральном, Южном и Юго-Восточном Китае и на севере Вьетнама; кроме того, *K. davidiana* распространена на острове Тайвань, а *K. evelyniana* – на севере Лаоса. *Keteleeria* приурочена к областям с гумидным, умеренно-теплым (до субтропического) климатом и характерна для сравнительно низкогорного рельефа – 200–1000 (1400) м над уровнем моря. Однако *K. evelyniana* иногда встречается в условиях, близких к тропическим, и поднимается в горы до высоты 2700 (3000) м над уровнем моря (Flora of China, 1999).

Несмотря на то, что в геологическом прошлом *Keteleeria* была широко распространена в Северном полушарии, в целом она довольно редко встречается в ископаемых флорах, в том числе и на российском Дальнем Востоке (РДВ). Более того, ископаемые остатки *Keteleeria* представлены в основном пыльцой. Пыльца *Keteleeria* обнаружена в палинокомплексах раннего эоцена Северного Верхоянья, позднего эоцена р. Омолон, Приколымья и Индигиро-Зырянского прогиба (Фрадкина и др., 1996), олигоцена п-ова Речной в Южном Приморье (Мамонтова, 1977), олигоцена – позднего миоцена Амуро-Зейской депрессии (Мамонтова, 1979) и среднего миоцена бухты Нагаева (Челебаева, 1979).

Отпечатки листьев, шишечных чешуй и летучек с семенами, а также остатки древесины *Keteleeria* были обнаружены в отложениях олигоцена – низов среднего миоцена в бассейнах рек Максимовка и Амгу в Приморском крае (Блохина, Климова, 2000). Кроме того, *Keteleeria* обнаружена в позднеолигоценовых и миоценовых флорах бухты Дембби, бассейнах рек Ботчи и Кема, однако на восточных склонах Сихотэ-Алиня ее остатки также представлены в основном пыльцой (Ахметьев, 1973, 1988). Содержание пыльцы *Keteleeria* в спорово-пыльцевых спектрах позднего миоцена р. Ботчи (Хабаровский край) составляет 6%, однако среди макроостатков *Keteleeria* здесь не отмечена (Ахметьев, 1973). Вероятно, в эоценовое – миоценовое время *Keteleeria* вместе с другими хвойными (*Abies* Mill., *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., *Larix* Mill., *Tsuga* Carr., *Thuja* L.) и некоторыми лиственными породами входила в ассоциацию смешанных лесов верхнего пояса горных склонов (Ахметьев, 1973), чем отчасти и объясняется ее редкая встречаемость в листовых флорах.

В тихоокеанском регионе отпечатки шишек, семенных чешуй и летучек с семенами *Keteleeria ezoana* Tanai, а также отпечатки семян *K. robista* Miki описаны из среднего миоцена Японии (Tanai, 1961). В США остатки листьев *Keteleeria* приводятся из миоценовых отложений штатов Айдахо и Вашингтон, а шишек и шишечных чешуй – из миоцена штата Орегон (Medlyn, Tidwell, 1979).

Ископаемые древесины с признаками анатомического строения древесины современной *Keteleeria* на РДВ описаны из альбских (возможно, верхнеальбских) отложений бассейна р. Таловка (северо-западная Камчатка) – *Keteleerioxylon kamtschatkiense* Blokh. et M. Afonin (Блохина и др., 2006), из отложений олигоцена – низов среднего миоцена – *K. primoryense* Blokh. (Блохина, Климова, 2000) и плиоцена – *Keteleeria zhilinii* Blokh. et O.V. Bondarenko (Блохина, Бондаренко, 2005) Приморья. К настоящему времени ископаемая древесина *Keteleerioxylon kamtschatkiense*, описанная из верхней части нижнего мела северо-западной Камчатки – наиболее древние известные макроостатки кетелеерии на РДВ.

Основной отличительный признак *Keteleeria*, не встречающийся в древесине других современных хвойных, – это наличие нормальных только вертикальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия при полном отсутствии каких-либо горизонтальных смоляных ходов (Яценко-Хмелевский, 1954; Шилкина, 1960; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1979). Однако трудность диагностики древесины *Keteleeria*, в том числе и ископаемой, состоит в том, что смоляные ходы встречаются не в каждом годичном кольце, более того, они могут отсутствовать или быть только травматическими вблизи сердцевины (Kanehira, 1921; Bailey, 1933). Появляются смоляные ходы только с 3-го, а иногда и с 6-го годичного кольца; клетки их эпителия быстро одревесневают, поэтому с трудом отличаются от близлежащих трахеид и клеток сопровождающей паренхимы. Последняя не всегда образует замкнутую обкладку вокруг смоляного канала, а количество клеток эпителия и сопровождающей паренхимы сильно варьирует даже в зрелей древесине (Чавчавадзе, 1975, 1979). Наряду с нормальными, в древесине *Keteleeria* встречаются и травматические вертикальные смоляные ходы. По мнению Е.С. Чавчавадзе (1979), сравнительно редкая встречаемость нормальных смоляных ходов, наряду с их несколько необычным строением, по-видимому, и привели некоторых исследователей к отрицанию наличия смоляных ходов у *Keteleeria* или к наличию у нее ходов лишь травматического происхождения.

Только вертикальные смоляные ходы могут встречаться в древесине представителей подсемейства *Sequoioideae* (Luerss.) Quinn (*Cupressaceae* s. l. Rich. ex Bartling), а среди *Pinaceae* Lindl. – у *Abies* и *Tsuga*. Однако ходы у них травматические. Они часто образуют вытянутые тангентально цепочки различной длины, располагаясь обычно вдоль годичного кольца в зоне поздней древесины. В цепочках ходы, как правило, собраны в группы сомкнуто по 2–4 (и более) хода и между ходами не проходит луч или ряд трахеид. Ходы обычно короткие в вертикальном направлении, а на поперечном срезе – довольно крупные, неправильной формы, без клеток сопровождающей паренхимы и типичных клеток настоящего выстилающего эпителия, образующих замкнутую обкладку вокруг смоляного канала.

Другой характерный признак древесины *Keteleeria* – отсутствие настоящих лучевых трахеид. Е.В. Будкевич (1961) указывает на встречаемость в древесине *Keteleeria* краевых лучевых клеток – более крупных, чем срединные, с несколько большим количеством пор на их радиальных стенках и с волнистыми немного выпяченными наружными стенками. P. Greguss (1955) рассматривает такие клетки как переходную форму к настоящим лучевым трахеидам. Подобные краевые клетки иногда присутствуют в древесине *Abies* и *Pseudolarix* Gord., причем у *Pseudolarix* они достигают своего наибольшего развития (Будкевич, 1961). Однако в древесине обоих этих родов нет нормальных смоляных ходов (у *Abies* встречаются только травматические вертикальные смоляные ходы).

Отличительным ксилотомическим признаком *Keteleeria* является также и наличие осевой (тяжевой) паренхимы, хотя, по данным А.А. Яценко-Хмелевского (1954), Будкевич (1961) и Чавчавадзе (1975, 1979), довольно скудной.

Современные виды *Keteleeria* различаются между собой по ксилотомическим признакам с большим трудом, однако и анатомия их древесины еще не достаточно изучена, а имеющиеся в литературе описания, к сожалению, весьма не полны. И.А. Шилкина (1960), следуя принятой в палеоксилотомии

практике наименования ископаемых древесных остатков, предложила для ископаемых древесин с признаками анатомического строения древесины современного рода *Keteleeria*, использовать родовое название *Keteleerioxylon* Shilk.

Сравнительный анализ анатомического строения древесины современных видов *Keteleeria* и обнаруженных на РДВ ископаемых древесин с анатомическими признаками древесины *Keteleeria* (Blokhina, 2006) позволил выявить следующие структурные особенности.

У описанных ископаемых древесин только 1–2-рядная поровость радиальных стенок трахеид. Однако у современной *K. davidiana* иногда встречаются не четко супротивные 3-рядные поры, а также поры, сгруппированные по 4 и представляющие собой как бы остатки очередного расположения пор (Bailey, 1933; Будкевич, 1961).

Наиболее крупные поры на радиальных стенках трахеид – у ископаемых *Keteleerioxylon kamtschatkiense* и *Keteleeria zhilinii* и современной *K. evelyniana* (27, 24 и 21 мкм в диаметре соответственно), а на тангентальных стенках – у современных *K. fortunei* и *K. davidiana* и ископаемой *Keteleerioxylon kamtschatkiense* (10, 9 и 9 мкм в диаметре соответственно).

На полях перекреста у ископаемых древесин не более 5 пор, тогда как в древесине современных *Keteleeria fortunei* и *K. davidiana* – до 6 пор, а *K. evelyniana* – не более 4 пор. Наиболее крупные поры на полях перекреста у современной *K. davidiana* и ископаемой *K. zhilinii* (12 и 9 мкм в диаметре соответственно), а наиболее мелкие – у современной *K. fortunei* и ископаемой *Keteleerioxylon kamtschatkiense* (4–6 и 5 мкм в диаметре соответственно). Купрессоидные поры на полях перекреста (наряду с таксодиоидными) встречены лишь у ископаемой *K. kamtschatkiense*; только таксодиоидные поры – у ископаемых *K. primoryense* и *Keteleeria zhilinii* и современных *K. fortunei* и *K. evelyniana*. У современной *K. davidiana* наряду с таксодиоидными (преобладают) встречаются пицеоидные и пиноидные поры.

Самые высокие лучи – у ископаемых *Keteleerioxylon kamtschatkiense* и *K. primoryense* и современной *Keteleeria fortunei* (46, 40 и 40 клеток соответственно). Наиболее протяженные 2-рядные участки в 1-рядных лучах – у ископаемой *Keteleerioxylon primoryense* и современной *Keteleeria davidiana* (10 и 8 слоев клеток соответственно).

Узелки на поперечных стенках клеток осевой паренхимы имеются в древесине всех современных видов *Keteleeria*, но среди ископаемых обнаружены только у *K. zhilinii* (2–3 узелка).

Однако в палеоботанической литературе известны и другие ископаемые древесины только с вертикальными нормальными смоляными ходами. Они описаны из верхнеюрских – нижнемеловых отложений под родовыми названиями *Pinoxylon* Knowlton emend. Read или *Protopiceoxylon* Gothan (цит. по Watari, 1941; Medlyn, Tidwell, 1979). Эти древесины принадлежат группе *Protopinaceae* – вымершим хвойным, некоторые из которых имеют несомненную связь с современными сосновыми (Watari, 1941; Яценко-Хмелевский, 1954; Medlyn, Tidwell, 1979). Вполне возможно, что некоторые из них принадлежат каким-то отдаленным предковым формам *Keteleeria*.

Работа поддержана грантами Президиума РАН и Президиума ДВО РАН (проект 06-I-П11-022 и проект 06-I-П18-081) и Президиума ДВО РАН (грант № 06-III-А-06-139)

Литература

Ахметьев М.А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 247).

Ахметьев М.А. Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. Препринт. М., 1988. 48 с.

Блохина Н.И., *Афонин М.А.*, *Попов А.М.* Ископаемая древесина *Keteleerioxylon kamtschatkiense* sp. nov. (*Pinaceae*) из меловых отложений Северо-Западной Камчатки // Палеонтол. журн. 2006. № 6. С. 91–99.

Блохина Н.И., *Бондаренко О.В.* Ископаемая древесина *Keteleeria* (*Pinaceae*) из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 937–946.

Блохина Н.И., *Климова Р.С.* Кетелеерия из третичных отложений Среднего Сихотэ-Алиня (Приморье) // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 96–106.

Будкевич Е.В. Древесина сосновых. М.; Л., 1961. 152 с.

Мамонтова И.Б. Палинологические исследования палеогеновых и неогеновых отложений Южного Приморья // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток, 1977. С. 90–94.

Мамонтова И.Б. Развитие голосеменных в кайнозое Амуро-Зейской депрессии // Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М., 1979. С. 14–21.

Фрадкина А.Ф., *Гусев Г.С.*, *Гриненко О.В.* и др. Регион XXIV. Северо-Восток России (Якутия, Чукотка) // Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Часть 1: Региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена / Под ред. В.А. Крашенинникова, М.А. Ахметьева. М., 1996. 314 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 489).

Чавчавадзе Е.С. Изменение с возрастом морфологических признаков паренхимы вторичной древесины сосновых (Pinaceae) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 165–190.

Чавчавадзе Е.С. Древесина сосновых. Л., 1979. 101 с.

Челебаева А.И., *Синельникова В.Н.*, *Егорова И.А.*, *Лупикина Е.Г.* Миоценовая флора бухты Нагаева и некоторые вопросы корреляции континентальных отложений Камчатки и Северо-Востока СССР // Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М., 1979. С. 30–82.

Шилкина И.А. Древесина нового рода и вида хвойных из нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа // Палеонтол. журн. 1960. № 1. С. 113–117.

Яценко-Хмелевский А.А. Древесины Кавказа. I. Ереван, 1954. 674 с.

Bailey I.W. The Cambium and its Derivative Tissues. VII. Problems in Identifying the Wood of Mesozoic Coniferae // Ann. Bot. 1933. Vol. 47. N 185. P. 145–157.

Blokhina N.I. Woods of *Keteleeria* (*Pinaceae*) – overview of diagnostic characters, fossil records and problem of identification // Abstr. 7th European Paleobot. – Palynol. Conf., Chech Repablic, Prague, 6–11 September, 2006. P. 15–16.

Farjon A. A Second Revision of the Genus *Keteleeria* Carrière (Taxonomic Notes on *Pinaceae* II). Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1989. Vol. 46. N 1. P. 81–99.

Flora of China. Vol. 4. (Cycadaceae through Fagaceae) / Wu Zhengyi, P.H. Raven (eds). St. Lois, 1999. 454 p.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute Lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 s.

Kanehira R. Anatomical characters and identification of Formosan woods. Taipei (Tahoku, China), 1921. 317 p.

Medlyn D.A., *Tidwell W.D.* A revision of the genus *Protopiceoxylon* with emohasis on North American aspects // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 13. P. 1451–1463.

Tanai T. Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1961. Vol. 10. P. 119–398.

Watari S. Studies on the fossil woods from the Tertiary of Japan. I. Fossil woods from the River Mabeti, Anatai Village, Ninohe District, Iwate Prefecture // Jap. J. Bot. 1941. Vol. 11. N 4. P. 385–416.

ОБРАЗОВАНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ БОРЕАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЦВЕТКОВЫХ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

Головнёва Л.Б.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Наиболее древние находки цветковых на территории Евразии приурочены к субтропической Тетисовой или Евро-Синийской области. Они происходят из неокомских и аптских отложений Израиля, Англии, Португалии, Китая и Монголии.

В пределах Бореальной области в барреме-апте известны только находки единичных пыльцевых зерен в батылыхской свите Лено-Вилюйской впадины (Болховитина, 1959) и на юге Западной Сибири (Бондаренко, 1957). Местонахождения с макроостатками этого возраста не найдены севернее экотонной полосы между умеренной и субтропическими областями в Забайкалье и Приморье. В Забайкалье из отложений зазинской свиты был описан лист *Dicotylophyllum pusillum* Vachr. Из аптских отложений северосучанской свиты Приморья известны листья «*Aralia» lucifera* Krysht., а из аптских отложений липовецкой свиты листья *Pandanophyllum ahnertii* Krysht. и плоды *Onoana nicanica* Krysht.

Значительное увеличение площади распространения покрытосеменных в северном направлении и их широкое проникновение в пределы Бореальной умеренной области наблюдается в раннем-среднем альбе. Цветковые появляются на обширной территории Сибири и Северо-Востока за исключением самых северных районов. В Приморье ранне-среднеальбские остатки цветковых были найдены во френцевской свите и из галенковской свиты (Красилов, 1967).

В Западном Приохотье остатки цветковых приурочены к отложениям Торомского прогиба в верхнем течении р. Тыли (тыльская флора) и из отложений кындальской свиты (кындальская флора) вблизи станции Ургал в Буреинской впадине (Кошман, 1973; Аблаев, Капица, 1986).

В более северных районах наиболее разнообразными являются находки из буоркемюсской свиты Зырянского угленосного бассейна, топтанской и омсукчанской свит Омсукчанского угленосного бассейна (Самылина, 1974) и хатырыкской свиты Лено-Вилюйской впадины (Киричкова, Буданцев, 1967).

В целом для ранне-среднеальбских флор Северной Азии характерно преобладание растений мезофита (папоротников, беннетитовых, цикадовых, гинкговых, чекановскиевых, кейтониевых, хвойных) и редкие мелколистные покрытосеменные. Если в неоком-аптских флорах цветковые были представлены единично (1–2 вида и единичные образцы), то в раннем-среднем альбе их разнообразие увеличивается до 5–10 видов, и они становятся хотя и небольшим, но постоянным компонентом флор.

В наиболее северных районах в составе ранне-среднеальбских флор покрытосеменные растения отсутствуют (в отложениях Жиганского района, Лено-Оленекской и Хатангской впадин, Новосибирских островов). Покрытосеменные также отсутствуют во многих флорах Охотско-Чукотского вулканогенного пояса этого возраста.

В позднем альбе-сеномане происходит существенный перелом в растительном мире. Наблюдается широкое распространение цветковых растений во флорах Северной Азии. Во многих местонахождениях субтропической и теплоумеренных зон они начинают доминировать как по систематическому разнообразию, так и по встречаемости. Мелколистные таксоны заменяются крупнолистными, что свидетельствует о развитии дре-

весных жизненных форм. Вместе с этим наблюдается продвижение цветковых растений в северном направлении и увеличение их обилия во флорах приполярных районов. В сеномане они достигают побережья Арктического океана, хотя являются там еще очень редкими. Процесс проникновения цветковых в арктические районы Северной Азии был прослежен наиболее подробно на палинологическом материале (Бондаренко, 1957). В Казахстане, Чулымо-Енисейском бассейне и на восточном склоне Южного Урала пыльца цветковых широко отмечается с альба. В Усть-Енисейском районе немногочисленные зерна цветковых появляются только в сеномане, в то время как в Чулымо-Енисейском бассейне ее количество в сеномане достигает уже 27%. В турон-коньякских отложениях Усть-Енисейском района количество цветковых остается также незначительным и только к сантон-кампану ее содержание достигает 15%.

В целом, анализ дисперсии цветковых растений в Северной Азии показывает их приуроченность к субтропическим регионам на ранней стадии развития и постепенное продвижение в северные умеренные области на протяжении апта-сеномана.

Широкое распространение мелколистных цветковых в зоне умеренного климата в раннем-среднем альбе связано с потеплением и гумидизацией климата. Это время является эпохой наиболее высокого разнообразия ископаемых флор, когда не только среди цветковых, но и среди различных мезофитных групп наблюдаются процессы интенсивного формообразования (Самылина, 1974; Головнёва, 1998). Дальнейшая экспансия цветковых на север также приходится на период теплого гумидного климата в поздем альбе и сеномане. В приполярных районах северного полушария цветковые достигли доминирующего положения не ранее туронского времени. Также наблюдается задержка в проникновении цветковых в более холодные горные районы Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. Хотя первые мелколистные цветковые фиксируются во флорах пояса примерно в то же время, что и на равнинах, т. е примерно в начале или середине альба (Лебедев, 1987), на протяжении всего позднего мела в большинстве флор пояса продолжают доминировать хвойные растения.

Систематическое разнообразие мелколистных цветковых раннего-среднего альба было довольно высоким, а встречаемость в ископаемых флорах низкая. Вероятнее всего, что большая часть редких в то время цветковых просто не попадала в состав ископаемых комплексов. Поэтому в настоящее время невозможно решить вопрос, какая часть таксонов имела миграционное происхождение, а какая автохтонное. По систематическому составу мелколистные флоры раннего-среднего альба резко отличаются от последующих крупнолистных флор. Единственными родами, которые были распространены в раннем-среднем альбе и перешли в более молодые флоры являются *Trochodendroides*, *Nyssidium* и *Kemia*. Таким образом, ранне-среднеальбский этап в развитии флоры цветковых Северной Азии был значительно обособлен от более молодых флор.

Начиная с позднего альба – сеномана цветковые постоянно встречаются в большинстве флор Северной Азии. Формирование флор этого возраста также приходится на период теплого, гумидного климата. Для них наиболее характерны роды *Platanus, Araliopsoides, Scheffleraephyllum, Sapindopsis, Cathiaria, Protophyllum, Cinnamomophyllum, Aralieaphyllum, Liriodendropsis, Menispermites, Magnoliaephyllum.* Почти все эти таксоны были распространены также в субтропических районах Евро-Синийской фитогеографической области. Большинство родов, характерных для позднего альба – сеномана, не проникли в более молодые флоры, а вымерли на границе сеномана и турона. Это роды *Araliopsoides, Scheffleraephyllum, Sapindopsis, Cathiaria, Freyantha, Protophyllum, Viltyungia, Celtidophyllum, Cinnamomophyllum.* Это вымирание связывается с похолоданием, которое произошло в начале турона (Герман, 2004). Из сеномана в более молодые флоры перешли такие роды как *Trochodendroides, Nyssidium, Platanus, Aralieaphyllum, Liriodendropsis, Menispermites, Celastrophyllum, Magnoliaephyllum.* Связи большинства родов сеноманской флоры Сибири с субтропическими флорами и их вымирание при похолодании флоры в туроне свидетельствуют об их термофильности. Во флорах Сибири практически не имется родов, которые бы сформировались на этой территории в позднем альбе-сеномане, кроме некоторых таксонов, связанных с генеративными органами (*Freyantha, Viltyungia*) и рода *Scheffleraephyllum.* Для Северо-Востока характерно появление только двух типичных бореальных родов, которые не встречаются в субтропических флорах. Это *Grebenkia* и *Pseudoprotophyllum*. Отличия флор Северной Азии от более южных флор Евро-Синийской области проявляются в основном на видовом уровне.

Таким образом, формирование позднеальб-сеноманской флоры цветковых в Северной Азии связано с субтропическими районами Евро-Синийской области и в целом она имеет миграционное происхождение.

В туроне-коньяке на территории Северной Азии начинает преобладать теплоумеренный гумидный климат. В это время наблюдается интенсивное образование новых автохтонных таксонов. Наибольшая диверсификация наблюдается среди платановых. В этом семействе появляются роды *Paraprotophyllum, Arthollia, Tasymia, Natalpa*. Кроме этого в Сибири появляются такие таксоны как *Orulgania, Alasia, Lindacarpa, Zizyphoides, Nordenskioldia, Dalembia, Hollickia, Quereuxia.* Для Северо-Востока характерны также роды *Viburniphyllum, Penzhinia*, *Rhamnites*. На видовом уровне наибольшим видовым разнообразием характеризуется род *Trochodendroides*.

Таким образом, в туроне формируется первая автохтонная бореальная флора цветковых. Практически все таксоны Северной Сибири, сформировавшиеся в туроне, характерны только для северных бореальных

флор. Ни один из них не проникал в пределы субтропической Евро-Синийской области. Наибольшую роль в составе этой флоры играли различные представители платановых и троходендроидесов, которые доминировали в позднемеловой растительности низменностей и долин рек.

В коньяке на Северо-Востоке наблюдается небольшое потепление климата, которое, однако, практически не проявляется на территории Сибири. В это время в кайваямской флоре Северо-Западной Камчатки наблюдается некоторое обогащение за счет мигрантов из субтропической области. Там появляются роды *Ternstroemites, Sapotacites, Myrtophyllum* (Головнёва, Герман, 1998). В сантоне-кампане на Северо-Востоке происходит потепление климата, связанное с аридизацией. Для большинства таксонов бореальной флоры, сформировавшихся в прохладном и гумидном климате, такие условия были неблагоприятны. Образования новых родов в это время практически не происходит. Только во флорах барыковского этапа наблюдается появление новых морфотипов, которые были описаны под названием *Fagopsiphyllum* и *"Vitis"*, а также род *Celastrinites* (Герман, Лебедев, 1991). В большинстве родов платановых и в роде *Trochodendroides* наблюдается сокращение видового разнообразия. В Сибири в это время исчезают роды *Dalembia, Hollickia, Orulgania, Paraprotophyllum, Tasymia, Natalpa*. В Хатангской впадине и на Новосибирских островах аридизация не проявилась и здесь продолжалось развитие крупнолистных флор, сходных по составу с турон-коньякскими.

Маастрихтские флоры в Северной Азии известны на территории Северо-Востока и Сахалина (Красилов, 1979; Головнёва, 1994). Климат в это время становится более прохладным и более влажным по сравнению с сантон-кампанским временем, но, видимо, более теплым, чем в туроне (Головнёва, 1994; Герман, 2004). Значительного вымирания таксонов на границе кампана и маастрихта не наблюдается. Диверсификация таксонов на родовом уровне по сравнению с кампаном увеличивается. В это время сформировалось небольшое число родов родов цветковых, которые продолжили свое развитие в палеогене. Это *Platanites, Corylites, Dyrana, Platimelis, Limnobiophyllum*. Кроме этого, для маастрихта характерно образование таксонов с очень узким стратиграфическим и географическим распространением, как на видовом, так и на родовом уровне. Среди таких родов можно назвать *Kakanautia, Renea, Peculnea, Arctoterum*, *Liriodendrites*. Маастрихт отличается наибольшей фитохорологической дифференциацией Сибирско-Канадской области.

Значительное похолодание в конце мелового периода привело к вымиранию большинства меловых родов цветковых (Golovneva, 1995). В начале палеоцена в условиях прохладного и гумидного климата происходит значительная активация эволюционных процессов и формируется принципиально новая бореальная флора, состоящая из представителей современных семейств березовых, ореховых, вязовых и многих других, которые формируют ядро умеренных флор до настоящего времени.

Данное исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 07-04-01227.

Литература

Аблаев А.Г., Капица А.А. К экологии альбских покрытосеменных Приамурья // Геология и геофизика. 1986. № 11. С. 35–41.

Болховитина Н.А. Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений Вилюйской впадины и их значение для стратиграфии. М.: Наука, 1959. 185 с.

Бондаренко Н.М. Палинологическая характеристика верхнемеловых отложений Усть-Енисейской впадины // Сборник статей по палеонтологии и стратиграфии. 1957. С. 45–75. (Труды НИИГА. Вып. 2).

Герман А.Б. Количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 88–104. (Труды Геол. ин-та РАН, Вып. 550).

Герман А.Б., Лебедев Е.Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М.: Наука, 1991. 161 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468).

Головнёва Л.Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Труды Ботан. ин-та РАН. 1994. Вып. 13. 147 с.

Головнёва Л.Б. Эволюция флоры мелового периода на Северо-Востоке России // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 87–95.

Головнёва Л.Б., Герман А.Б. Закономерности эволюции флоры в позднем мелу на территории Северо-Западной Камчатки и Корякского нагорья // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 6. С. 3–16.

Киричкова А.И., Буданцев Л.Ю. Новая находка нижнемеловой флоры с покрытосеменными в Якутии // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 937–945.

Кошман М.М. Покрытосеменные растения из нижнемеловых отложений Буреинского бассейна // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1142–1146.

Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука, 1967. 364 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.

Лебедев Е.Л. Стратиграфия и возраст Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Труды Геол. ин-та РАН. 1987. Вып. 421. 175 с.

Самылина В.А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР (к проблеме становления флор кайнофита) // XXVII Комаровские чтения. Л.: Наука, 1974. 56 с.

Golovneva L.B. Environmental changes and patterns of floral evolution during the Cretaceous-Tertiary transition in the Northeastern Asia // Palaentological journal. 1995. N 1a. P. 36–49.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ЛИСТЬЯМ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ: ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАХОДОК

Маслова Н.П.

Москва, Палеонтологический институт РАН

В палеоботанических исследованиях последних лет значительный интерес представляют ставшие уже далеко не единичными факты совместного нахождения в меловых и палеогеновых отложениях находок платаноидных листьев и репродуктивных структур. Найденные порознь такие находки долгое время на основании внешнего сходства относились к современному роду *Platanus* L. Внедрение в палеоботанические исследования методов электронной микроскопии позволило получить новую, недоступную ранее для изучения, информацию о строении флоральных и листовых структур и в итоге пересмотреть представление о широком распространении современных таксонов в меловых отложениях. Было показано, что таксономическое разнообразие внешне сходных ископаемых платаноидных репродуктивных структур было существенно выше, они характеризуются микроструктурными признаками, сближающими их как с платановыми (Manchester, 1986; Friis et al., 1988; Crane et al., 1993; Pedersen et al., 1994; Krassilov, Shilin, 1995; Magallón-Puebla-Puebla et al., 1997; Маслова, 1997, 2002; Маслова, Кодрул, 2003; Mindell et al., 2006), так и с гамамелидовыми (Maslova, Krassilov, 1997; Маслова, Головнева, 2000; Maslova, Golovneva, 2000; Zhou et al., 2001; Маслова, Герман, 2004, 2006). Такие находки также могут совмещать в себе признаки обоих этих семейств (Crepet et al., 1992; Maslova et al., 2005; Маслова и др., 2007). Особо примечателен тот факт, что листья типичного для современного подрода *Platanus* морфотипа ассоциируют в захоронениях, начиная с альба, с репродуктивными структурами, относимыми к различным родам и даже семействам. Несмотря на то, что репродуктивные структуры и листья практически никогда не встречаются в органической связи, их повторяющееся совместное нахождение в одном слое, на одних и тех же штуфах породы позволяет предположить принадлежность этих органов одному растению. Кроме того, примеры таких ассоциаций органов растений известны теперь из отложений различных временных диапазонов.

Платаноидные листья, как правило, отличаются очень высоким полиморфизмом, что значительно затрудняет их родовую и даже семейственную диагностику. Эпидермальные признаки, призванные облегчить задачу идентификации листового материала, не всегда доступны для исследования и часто противоречивы. Учитывая также тот факт, что одни и те же листовые морфотипы встречаются в меловых отложениях совместно с различными репродуктивными структурами, часть из таких находок было предложено определять по морфологической (не связанной с естественной, Красилов, 1979) системе (Маслова и др., 2005).

Среди известных находок совместно захороненных платаноидных листьев и репродуктивных структур можно выделить ряд групп. Первую группу составляют ассоциации листьев рода *Ettingshausenia* Stiehler (1) и головчатых соцветий и соплодий, относимых к платановым (Красилов, 1976; Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2006), гамамелидовым (Маслова, Герман, 2004), а также совмещающих признаки обоих семейств (Maslova et al., 2005). Характерные для подрода *Platanus* лопастные листья *P. basicordata* Budants., *Platanaceae* (2) ассоциируют с типичными для современного платана репродуктивными структурами *P. stenocarpa* N. Maslova (Маслова, 1997). Среди лопастных форм, листья рода *Macginitiea* Manchester, *Platanaceae* (3) ассоциируют с репродуктивными структурами, также относимыми к платановым (Manchester, 1986). Морфологически сходные с *Macginitiea* лопастные листья *Platanus nobilis* Newb. s.s. (4) также встречены в ассоциации с соцветиями тех же родов (Pigg, Stockey, 1991).

Цельные листья родов *Platimeliphyllum* N. Maslova (5) и *Evaphyllum* N. Maslova (6) характеризуются комплексом признаков, присущих как платановым, так и гамамелидовым. Листья различных видов *Platimeliphyllum* ассоциируют с принципиально разными репродуктивными структурами, относимыми как к семейству платановых (Маслова, 2002; Маслова, Кодрул, 2003), так и определенными лишь до порядка *Hamamelidales* (Kodrul, Maslova, 2007; Маслова и др., 2007). Листья рода *Evaphyllum* встречены совместно с соплодиями, отнесенными к гамамелидовым (Maslova, Krassilov, 1997).

Полиморфный ископаемый вид платана *Platanus neptuni* (Ettings.) Bůžek, Holэ et Kvaček имеет как простые цельные, так и сложные листья, последние известны только в ископаемом состоянии. Листья *P. neptuni* (7) в ряде местонахождений ассоциируют со своеобразными соцветиями и соплодиями *P. neptuni* (Kvaček, Manchester, 2004). Сложные листья имеют также роды *Sapindopsis* Fontaine (8) и *Platanites* Forbes (9), тоже встреченные в ассоциации с различными репродуктивными структурами (Crane et al., 1988; Crane et al., 1993).

Анализ фактов совместного захоронения платаноидных листьев и репродуктивных структур показывает, что листья рода *Ettingshausenia* в определенном временном интервале (с позднего альба – сеномана до, по крайней мере, раннего палеоцена) ассоциировали с репродуктивными структурами, отнесенными как к *Platanaceae*, так и к *Hamamelidaceae*, а также проявляющими признаки обоих семейств. Такая ситуация, с одной стороны, подтверждает неправомерность отнесения подобных меловых листьев к современному роду *Platanus*, что являлось обычной практикой в палеоботанических исследованиях до последнего времени, а с

другой – иллюстрирует положение о большем эволюционном консерватизме листовых структур по сравнению с репродуктивными.

Сходная картина отмечается и для листьев рода *Platimeliphyllum*, которые во временном интервале с маастрихт – дания по ранний эоцен ассоциировали с тычиночными соцветиями, принадлежащими трем различным родам, принадлежащим как к *Platanaceae* (*Chemurnautia* N. Maslova; Маслова, 2002 и *Archaranthus* N. Maslova et Kodrul; Маслова, Кодрул, 2003), так и совмещающим признаки *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* (*Bogutchanthus* N. Maslova, Kodrul et Tekleva; Маслова и др., 2007). Принципиально разнородные по микроморфологии соцветия (*Chemurnautia, Archaranthus* и *Bogutchanthus)*, ассоциирующие с листьями одного морфотипа (*Platimeliphyllum*), также подтверждают положение о морфологическом стазисе платаноидных листьев и, соответственно, большем эволюционном консерватизме листьев по сравнению с более лабильными репродуктивными структурами.

Наряду с фактами ассоциации одних и тех же листьев с различными репродуктивными структурами существуют исследования, демонстрирующие противоположную ситуацию, когда одни и те же репродуктивные структуры определены в сочетании с различными родами листьев. Сказанное касается находок соцветий и соплодий родов *Platananthus* Manchester и *Macginicarpa* Manchester и листьев *Macginitiea* (Manchester, 1986) и *Platanus nobilis* s.s. (Pigg, Stockey, 1991). Такое совместное нахождение в захоронениях одних и тех же репродуктивных структур и морфологически близких листовых морфотипов, имеющих переходные формы, может быть одним из аргументов в пользу объединения этих листьев в один род.

Задача определения систематической принадлежности совместных находок ископаемых платаноидных листьев и репродуктивных структур напрямую связана с более общей проблемой систематики и филогении современных семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*. Предложенная недавно система цветковых растений, базирующаяся на молекулярных данных (APG, 2003), упразднила порядок *Hamamelidales*, расположив семейства *Platanaceae* и *Hamamelidaceae* соответственно в пределах порядков *Proteales* и *Saxifragales*, разрушив тем самым сложившееся ранее представление (Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1981) о возможном родстве этих семейств. Новый взгляд на систематическое положение семейств *Platanaceae* и *Hamamelidaceae*, основанный на молекулярных данных, хоть и безоговорочно принят многими исследователями, все же пока не находит должного подтверждения в палеонтологической летописи. Напротив, палеоботанические данные свидетельствуют о возможном происхождении этих двух семейств от общей полиморфной группы, возможно, на уровне вымерших семейств, широко распространенной в меловых отложениях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00687), гранта PalSIRP Sepkoski Grants RUG1-1648-XX-06 (Mod 01) и гранта Systematic Research Funding of the Linnean Society.

Литература

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М., 1979. 182 с.

Маслова Н.П. Род *Platanus* L. (*Platanaceae* Dumortier) в палеоцене Камчатки // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 88–93.

Маслова Н.П. Новое раннепалеогеновое растение семейства *Platanaceae* (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89–101.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Новые находки ископаемых *Hamamelidales* и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гамамелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94–105.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Совместная находка соплодий *Friisicarpus* nom. nov. (*Platanaceae*) и листьев платанового облика в сеномане Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 103–106.

Маслова Н.П., Головнева Л.Б. Lindacarpa gen. et sp. nov. – новое соплодие гамамелидовых из верхнего мела Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 2000. № 4. С. 100–106.

Маслова Н.П., Кодрул Т.М. Archaranthus gen. nov. – новый род платановых из маастрихт- палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92–100.

Маслова Н.П., Кодрул Т.М., Теклева М.В. Новое тычиночное соцветие *Boguchanthus* gen. nov. (*Hamamelidales*) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89–103.

Маслова Н.П., Моисеева М.Г., Герман А.Б., Квачек И. Существовали ли платаны в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98–110.

Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.

Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of the flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 141. P. 399–436.

Crane P.R, Manchester S.R., Dilcher D.L. Morphology and phylogenetic significance of the angiosperm *Platanites hybridicus* from the Palaeocene of Scotland // Palaeontology. 1988. V. 31. P. 503–517.

Crane P.R., Pedersen K.R., Friis E.M., Drinnan A.N. Early Cretaceous (Early to Middle Albian) platanoid inflorescences associated with *Sapindopsis* leaves from the Potomac Group of Eastern North America // Syst. Bot. 1993. V. 18. N 2. P. 328–324.

Crepet W.L., Nixon K.C., Friis E.M., Freudenstein J.V. Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1992. V. 89. P. 8986–8989.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New-York, 1981. 1262 p.

Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. Reproductive structures of Cretaceous *Platanaceae* // Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab Biol. Skrifter. 1988. V. 31. P. 1–55.

Kodrul T.M., Maslova N.P. A new species of the genus *Platimeliphyllum* N. Maslova from the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2007. V. 41. № 11. P. 1108–1117.

Krassilov V.A., Shilin P.V. New platanoid staminate heads from the Mid – Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.

Kvaček Z., Manchester S.R. Vegetative and reproductive structures of the extinct *Platanus neptuni* from the Tertiary of Europe and relationships within the *Platanaceae* // Plant Syst. Evol. 2004. V. 244. P. 1–29.

Magallón-Puebla S., Herendeen P.S., Crane P.R. Quadriplatanus georgianus gen. et sp. nov.: staminate and pistillate platanaceous flowers from the Late Cretaceous (Coniacian-Santonian) of Georgia, U.S.A. // Int. J. Plant Sci. 1997. V. 158. № 3. P. 373–394.

Manchester S.R. Vegetation and reproductive morphology of an extinct plane tree (*Platanaceae*) from the Eocene of Western North America // Bot. Gaz. 1986. V. 147. P. 200–226.

Maslova N.P., Golovneva L.B. A hamamelid inflorescence with in situ pollen grains from the Cenomanian of Eastern Siberia // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 1. P. 40–49.

Maslova N.P., Golovneva L.B., Tekleva M.V. Infructescences of *Kasicarpa* gen. nov. (*Hamamelidales*) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Palaeobotanica. 2005. V. 45. № 2. P. 121–137.

Maslova N.P., Krassilov V.A. New hamamelid infructescences from the Palaeocene of Western Kamchatka, Russia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. V. 97. P. 67–78.

Mindell R.A., Stockey R.A., Beardt G. Anatomically preserved staminate inflorescences of Gynoplatananthus oysterbayensis gen. et sp. nov. (*Platanaceae*) and assotiated pistillate fructifications from the Eocene of Vancouver Island, British Columbia // Int. J. Plant Sci. 2006. V. 167. № 3. P. 591–600.

Pedersen K.R., Friis E.M., Crane P.R., Drinnan A.N. Reproductive structures of an extinct platanoid from the Early Cretaceous (Latest Albian) of eastern North America // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. V. 80. P. 291–303.

Pigg K.B., Stockey R.A. Platanaceous plants from the Paleocene of Alberta, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 1991. V. 70. № 1/2. P. 125–146.

Zhou Z.K., Crepet W.L., Nixon K.C. The earliest fossil evidence of the *Hamamelidaceae*: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruits of *Altingioideae* // Am. J. Bot. 2001. V. 88. № 5. P. 753–766.

МЕЗОЗОЙСКИЙ РОД *PODOCARPOPHYLLUM* GOMOLITZKY (*CONIFERALES*)

Носова Н.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В мезозойских отложениях часто встречаются линейные листья и их фрагменты. Линейные листья с одной жилкой, эпидермальное строение которых не известно, обычно описываются как род хвойных неопределенного систематического положения – *Pityophyllum* Nathorst (Nathorst, 1897).

Подобные линейные листья были обнаружены в среднеюрских отложениях Ангрена. Хорошая сохранность позволила Н.П. Гомолицкому изучить их эпидермальное строение и описать новый род *Podocarpophyllum* Gomolitzky и новый вид – *P. singulare* Gomolitzky (Гомолицкий, 1962). Как и для большинства хвойных, для листьев *Podocarpophyllum* характерно расположение устьиц двумя полосами на нижней поверхности листа с обеих сторон от центральной жилки.

Гомолицкий, описывая листья *P. singulare*, отметил их сходство с листьями *Elatocladus mesozoica* Kiritchkova (Киричкова, 1960) из среднеюрских отложений Челябинской области (Восточный Урал). Мы провели ревизию уральских образцов и обнаружили эпидермальные признаки, позволившие отнести листья *E. mesozoica* к роду *Podocarpophyllum*, сделав новую комбинацию *Podocarpophyllum mesozoicum* (Kiritchkova) comb. nov. Листья *P. mesozoicum* comb. nov. имеют одинаковые эпидермальные признаки с листьями *P. singulare*, а именно: сильная кутинизация клеток устьичных полос и наличие узких удлиненных, иногда веретеновидных клеток нижней и верхней эпидермы с закругленными углами. Однако у листьев *P. singulare* иногда встречаются клетки с крупно-извилистыми антиклинальными стенками, чего не наблюдается у уральских листьев. Кроме того, в отличие от *P. singulare*, у листьев *P. mesozoicum* comb. nov. удлиненные клетки в устьичных полосах и вдоль них с четким кутикулярным валиком.

При изучении многочисленных фитолейм линейных листьев из нижнеюрских отложений полуострова Мангышлак (Западный Казахстан) были обнаружены листья, признаки эпидермального строения которых соответствуют диагнозу рода *Podocarpophyllum*. Основываясь на значительном отличии формы основных клеток эпидермы от типового вида, мы выделили новый вид – *P. kazachstanicum* sp. nov. Листья этого вида отличаются от остальных меньшей шириной – 1–2 мм, а не 3–5 мм, как у *P. singulare*, и 2–3 мм – у *P. mesozoicum* comb. nov.; кроме этого у листьев *P. kazachstanicum* sp. nov. жилка видна только после частичной мацерации. Мы полагаем, что последний признак связан с сохранностью ископаемого материала. Для

P. singulare и *P. mesozoicum* comb. nov. характерно наличие узких сильно удлиненных, иногда веретеновидных клеток нижней и верхней эпидермы с закругленными углами. У листьев нового вида клетки верхней эпидермы четырехугольные удлиненные, иногда короткие, углы клеток острые или закругленные. В отличие от листьев *P. singulare* и *P. mesozoicum* comb. nov., у *P. kazachstanicum* sp. nov. более сильная кутинизация клеток устьичных полос не отмечается. Несмотря на заметное отличие формы клеток эпидермы, мы отнесли казахстанские листья к роду *Podocarpophyllum* из-за своеобразного строения устьиц, характерного для этого рода.

Таким образом, род *Podocarpophyllum* перестал быть эндемичным, и имеет достаточно широкий географический (Узбекистан, Казахстан, Восточный Урал) и временной (ранняя – средняя юра) интервалы распространения. В его состав входят 3 вида: *P. singulare* Gomolitzky (типовой вид), *P. kazachstanicum* sp. nov. и *P. mesozoicum* (Kiritchkova) comb. nov.

В результате детального исследования эпидермального строения листьев всех трех видов (листья *P. singulare* были взяты из типового материала) на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) мы уточнили диагноз рода *Podocarpophyllum* и диагноз типового вида рода.

Нами установлено, что основным эпидермальным признаком рода *Podocarpophyllum* является своеобразное строение устьиц: обычно с 4–5, реже с 6 побочными клетками, две из которых – полярные; боковые побочные клетки часто крыловидные; замыкающие клетки устьиц узкие, удлиненные, с вытянутыми полярными выростами. Именно по этим признакам мы отнесли новый вид из нижнеюрских отложений полуострова Мангышлак к указанному роду. Ранее характерным признаком рода считалось также наличие узких, сильно удлиненных, иногда веретеновидных клеток нижней и верхней эпидермы с закругленными углами. По последнему признаку Гомолицкий, изучая фрагменты линейных листьев из среднеюрских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта, описал новый вид *Podocarpophyllum dorofeevii* Gomolitzky (Гомолицкий, 1963). Однако подобные основные клетки с закругленными углами характерны и для эпидермы листьев современного *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zuccarini, современных и ископаемых листьев рода *Torreya* Arnott: *T. gracilis* Florin из среднеюрских отложений Йоркшира (Англия), *T. moelleri* Florin из среднеюрских отложений Швеции, и для листьев *Elatocladus areolatus* Florin из среднеюрских отложений Йоркшира (Англия) (Florin, 1958). Основные признаки строения устьиц и их расположение в полосах у листьев *P. dorofeevii* заметно отличаются как от типового вида рода – *P. singulare*, так и от *P. mesozoicum* comb. nov. и *P. kazachstanicum* sp. nov. У листьев *P. dorofeevii* устьица разобщены между собой, редко образуют ряды, побочные клетки соседних устьиц одного ряда не являются смежными, как у остальных видов *Podocarpophyllum*. Кроме того, число побочных клеток устьиц листьев этого вида больше – чаще 6–8, иногда 5–9, а не 4–6, и они не разделяются четко на полярные и боковые. Мы считаем, что гиссарские листья имеют другую родовую принадлежность, вероятнее всего описывать их надо как представителя рода *Elatocladus* Halle.

Изучение эпидермального строения листьев *Podocarpophyllum* с применением СЭМ позволило детально исследовать форму замыкающих клеток, которые в световом микроскопе плохо заметны. Это дает возможность сравнить их с современными и ископаемыми хвойными, строение эпидермы листьев которых было изучено. Гомолицкий отмечал, что по строению устьиц род *Podocarpophyllum* ближе всего к роду *Podocarpus*, но полного тождества нет, поэтому он выделил новый род, сближая его с *Podocarpaceae*. Мы считаем, что это сближение оправдано: признаки строения эпидермы листьев *Podocarpophyllum* не соответствуют признакам ни одного конкретного современного рода *Podocarpaceae*, но имеются черты, свойственные отдельным родам этого семейства.

Нами исследовано эпидермальное строение листьев некоторых современных родов *Podocarpaceae*: *Acmopyle* Pilger, *Dacrydium* Solander, *Microcachrys* Hooker, *Microstrobus* Garden et Johnson, *Podocarpus*, *Phyllocladus* Richard, *Prumnopitys* Philippi и *Saxegothea* Lindl. У многих представителей рода *Podocarpus*, как и у *Podocarpophyllum*, устьица в устьичных полосах образуют ряды, а боковые побочные клетки – крыловидной формы (*P. decipiens* N.E. Grey, *P. imbricatus* Blume, *P. macrophyllus* (Jonb.) D. Don, *P. neriifolius* D. Don). По форме замыкающих клеток устьиц мезозойские листья похожи на листья некоторых видов рода *Prumnopitys* (*P. exigua* De Laubenfels, *P. standleyi* (Buccholz et Gray) De Laubenfels), рода *Acmopyle* (*A. pancheri* (Brongn. et Griseb.) Pilger) и рода *Phyllocladus* (*Ph. glaucus* Carr.).

Основное отличие листьев *Podocarpophyllum* как от ископаемых, так и от современных *Podocarpaceae* заключается в своеобразном строении устьиц и в их топографии. Разнообразие формы клеток эпидермы и наличие волнистых антиклинальных стенок клеток, описанное у листьев *Podocarpophyllum*, характерно и для современных подокарповых (Stockey, Frevel, 1997; Stockey et al., 1998).

Из-за своеобразного строения устьиц еще меньшее сходство обнаруживается при сравнении *Podocarpophyllum* с другими семействами хвойных. Мы полагаем, что изучение только строения эпидермы листьев в данном случае недостаточно для выяснения точного систематического положения рода, необходимы также находки фруктификаций.

Литература

Гомолицкий Н.П. Podocarpophyllum – новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 1029–1032.

Гомолицкий Н.П. Новые юрские хвойные из юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Бот. журн. 1963. Т. 49. № 10. С. 1430–1437.

Киричкова А.И. Два новых вида растения из мезозойских отложений Восточного Урала // ДАН СССР. 1960. Т. 131. № 4. С. 948–950.

Florin R. On Jurassic taxads and conifers from North-Western Europe and Eastern Greenland // Acta Horti Bergiani. 1958. Bd. 17. № 10. 402 p.

Nathorst A.G. Zur mesozoishen Flora Spitzbergens // Kongl. svenska VetenskAkad. Handl. Stockholm, 1897. Bd. 30. № 1. P. 1–77.

Stockey R.A., Frevel B.J. Cuticle micromorphology of *Prumnopitys* Philippi (Podocarpaceae) // Inter. J. Plant Sci. 1997. V. 158. № 2. P. 198–221.

Stockey R.A., Frevel B.J., Woltzt P. Cuticle micromorphology of *Podocarpus*, subgenus *Podocarpus*, section *Scytopodium* (*Podocarpaceae*) of Madagascar and South Africa // Inter. J. Plant Sci. 1998. V. 159. № 6. P. 923–940.

РЕАКЦИЯ ФЁЛЬГЕНА КАК НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ИССЛЕДОВАНИЯ ДНК-СОДЕРЖАЩИХ СТРУКТУР В ТКАНЯХ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Озеров И.А., Жинкина Н.А., Мачс Э.М., Украинцева В.В., Родионов А.В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Степень сохранности в ископаемых растениях нуклеиновых кислот может быть изучена с помощью гистохимических реакций (Ozerov et al., 2006). Наиболее важной среди них является реакция Фёльгена, позволяющая выявить дезоксирибозу в цепи ДНК (Пирс, 1962; Дженсен, 1965). Это реакция между реактивом Шиффа и освобождающимися в ходе кислотного гидролиза альдегидными группировками дезоксирибозы. Свободные альдегидные группы дают с реактивом Шиффа кислотостойкий краситель. Окрашивается только хроматин, содержащий нуклеиновую кислоту, оставляя неокрашенными истинные ядрышки и цитоплазматические структуры. Окраска хроматина от красного до красно-фиолетового.

Материалом исследований послужили раннеэоценовые остатки листьев и плодов миртовых, собранные на севере Верхоянья в пределах Хара-Улахских гор (Озеров, 2000; Озеров 2004), и остатки двудольных растений из желудочно-кишечного тракта мамонта, обнаруженного в 1971 г. на р. Шандрин (низовья р. Индигирка). Цель работы заключается в выявлении ДНК-содержащих структур в тканях ископаемых растений при окрашивании их по Фёльгену. Использование реакции Фёльгена становится возможным благодаря сохранению в ископаемых остатках фитолеймы, содержащей клетки с ядерными структурами. Постоянные препараты тканей ископаемых растений были приготовлены по общепринятой цитоэмбриологической методике (Прозина, 1960). Учитывая специфику исследуемого материала, первые этапы данной методики были изменены. Предварительная фиксация материала перед проводкой до парафина не производилась. Части фитолейм исследуемых растений помещали на часовое стекло в хлороформ и добавляли гистомикс (аналог парафина). Микротомные срезы составляли от 0,5 до 1,0 мкм. Окрашивали постоянные препараты тройной окраской – основной фуксин по Фёльгену (реактив Шиффа) – гематоксилин Эрлиха – алциановый синий (Камелина и др., 1992). Гематоксилин Эрлиха и алциановый синий в данных исследованиях применялись в качестве красителей для клеточных стенок и цитоплазмы. После окрашивания препаратов реактивом Шиффа в начале используется алциановый синий, а затем гематоксилин. Такая последовательность подкраски соблюдается для того, чтобы не происходило раскрашивание цитоплазмы, окрашенной гематоксилином. В результате окрашивания фоссилизированных тканей растений было показано, что в них сохраняются фёлген-позитивные, неоднородно окрашенные ядерные структуры. Хромоцентры более интенсивно окрашены. Ядра имеют красную окраску. Это свидетельствует о сохранении части дезоксирибозных остатков в хроматине ядер. Некоторые клетки в пределах неокрашенного ядрышкового дворика, имеют хорошо заметное фёльген-позитивное округлое тельце. Возможно, что оно возникло в результате постмортальной агрегации хроматина. При подкраске гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим, выявляются также и все структурные особенности клеток: оболочки клеток (ярко-голубые), каллоза в оболочках клеток от светло-голубой до темно-голубой, цитоплазма (серовато-сиреневая разной интенсивности), оболочки ядер темно-фиолетовые.

Результаты исследований показывают, что ядерный материал на срезах фитолейм ископаемых растений по морфологии сходен с хромоцентрами современных растений, имеет фёльген-положительную красную окраску, что свидетельствует о наличие в нём дезоксирибозных остатков.

Работа финансировалась из средств программ «Динамика генофондов» и «Происхождение и эволюция биосферы», а также частично грантом РФФИ 06-04-48399.

Литература

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93–96.

Озеров И.А. Находка листьев *Paramyrtaciphyllum* (*Myrtaceae*) в нижнем эоцене Северной Якутии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 109–115.

Озеров И.А. Новый род *Paramyrtacicarpus* (*Myrtaceae*) из нижнего эоцена Северной Якутии // Бот. журн. 2004. Т 89. № 6. С. 1008–1015.

Пирс Э. Гистохимия теоретическая и прикладная. М., 1962. 962 с.

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Ozerov I.A., Zhinkina N.A., Efimov A.M., Machs E.M., Rodionov A.V. Feulgen-positive staining of the cell nuclei in fossilized leaf and fruit tissues of the Lower Eocene Myrtaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2006. Vol. 150. N 3. P. 315–321.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ *VITACEAE*

Попова С.С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Начиная с олигоцена, в ископаемых флорах на территории северной Евразии карпологические остатки *Vitaceae* встречаются довольно часто, будучи отнесенными к видам разных родов. Самые ранние и многочисленные находки ископаемых семян *Vitaceae* были обнаружены в отложениях «Лондонских глин» (южная Англия, олигоцен) (Chandler, Reid, 1933). Семена данной группы обладают таким набором морфологических признаков, благодаря которым безошибочно определяется их принадлежность к семейству. В то же время есть определенные трудности с родовой и видовой диагностикой карпологических остатков *Vitaceae*, среди которых наиболее спорными и сложными для идентификации являются семена родов *Vitis* и *Ampelopsis*. В результате появилась необходимость использовать ультраструктурные признаки строения семенной кожуры для диагностики ископаемых семян на видовом уровне.

Для сравнительно-анатомического изучения было отобрано 10 современных видов *Ampelopsis* (*A. aconitifolia* Bunge, *A. aegirophylla* (Bunge) Planch., *A. brevipedunculata* (Maxim.) Trautv., *A. cordata* Michx., *A. fargesii* Gagnep., *A. heterophylla* Siebold et Zucc., *A. megalophylla* Diels et. Gilg, *A. serianiifolia* Bunge и *A. watsoniana* Wilts) и 7 современных видов *Vitis* (*V. amurensis* Rupr., *V. japonica* Thunb., *V. labrusca* L., *V. silvestris* Gmel., *V. thomsonii* M.A. Lawson, *V. thunbergii* Siebold & Zucc. и *V. vinifera* L) и 7 ископаемых видов обоих родов: *Ampelopsis macrosperma* P. Doroveef из среднего миоцена Омской области, *Ampelopsis rotundatoides* P. Doroveef из олигоцена Томская области, *Ampelopsis tertiaria* P. Doroveef из раннего миоцена Омской области, *Ampelopsis* sp. 1 из раннего миоцена Омской области, *Vitis tomskiana* P. Dorofeev из олигоцена Томской области, *Vitaceae* gen. et sp. indet. 1 из раннего миоцена Томской области, *Vitaceae* gen. et sp. indet. 2 из позднего миоцена Ростовской области. Все образцы происходят из коллекции семян П. И. Дорофеева, хранящейся в БИН РАН. Эти виды представляют интерес для сравнения диагностической ценности внешних морфологических признаков и анатомических признаков семенной кожуры.

В результате исследований был выявлен общий план строения семенной кожуры данной группы видов. Семена *Vitis* и *Ampelopsis* двупокровные и относятся к типу эндотестальных (Corner, 1976). У современных видов в зрелом семени сохраняются все три слоя тесты. У исследованных нами видов экзотеста представлена чаще всего длинными, тангентально вытянутыми клетками, снаружи покрытыми кутикулой. Наружная стенка их сильно утолщена. Мезотеста у современных видов состоит из 3–8 рядов тонкостенных клеток многоугольной формы, полость которых заполнена танинами. Средняя часть мезотесты иногда состоит из крупных полостей, заполненных слизью и образованных, вероятно, лизигенно. В электронном микроскопе видны обрывки клеточных стенок клеток, образующих полость. Внутри нее находятся пучки рафид (Вышенская, 2000). Наличие или отсутствие лизигенных полостей можно использовать как признак при определении видов. К сожалению, у ископаемых семян эта часть тесты не всегда сохраняется. Эндотеста (механический слой) представлена, как правило, 3–7 рядами каменистых клеток. Они имеют сильно утолщенные стенки, густо пронизанные порами, а полость клеток часто занимают кристаллы. Будучи механическим слоем, эндотеста всегда сохраняется у ископаемых семян, но кристаллы в полостях клеток встречаются значительно реже. У ныне живущих форм обнаруживаются все три слоя тегмена. Экзотегмен представлен одним рядом трахеид со спиральными утолщениями. Мезотегмен составлен обычно 1–3 рядами тонкостенных многоугольных клеток, но в ряде случаев наблюдаются 1–2 ряда сплюснутых клеток. Эндотегмен у всех видов однотипен. Он состоит из одного ряда клеток, форма которых варьирует от прямоугольных до многоугольных, с утолщенными анти-

клинальными стенками и полостями, заполненными пигментными включениями. У ископаемых семян тегмен также сохраняет все три слоя, но мезотегмен представлен одним рядом тангентально вытянутых клеток, по-видимому, заполненных танинами.

Все исследованные ископаемые и современные виды были также изучены морфологически. Семена современных видов *Vitis* имеют обратнояйцевидную форму. Для них характерно наличие небольшой халазы, которая располагается в продольном углублении на дорсальной стороне семени, чаще в центральной его части. Еще одной отличительной особенностью семян *Vitis* является положение рафе, при котором вентральные впячивания располагаются более или менее параллельно по отношению к нему. Семена большинства современных представителей *Ampelopsis* имеют сходную обратнояйцевидную форму с вентрально загнутой семеножкой. Халаза непогруженная, обычно широко-овальная, простирающаяся от середины к верхушке семени. Для диагностики родов мы также использовали признак наличия (чаще у *Vitis*) или отсутствия (чаще у *Ampelopsis*) «верхушечного халазального желобка» (Tiffney, 1979), который, в сущности, взаимосвязан с признаком «погруженная халаза» и является сопряженным с ним. Все рассмотренные признаки у современных семян прослеживаются также и у исследованных нами ископаемых представителей обоих родов.

На основании полученных диагностических родовых признаков были идентифицированы неопределенные образцы ископаемых семян *Vitaceae* из коллекции П.И. Дорофеева. Позднемиоценовые остатки семян *Vitaceae* из Ростовской области (*Vitaceae* gen. et sp. indet. 2) наряду с раннемиоценовыми остатками из Томской области (*Vitaceae* gen. et sp. indet. 1) сближаются нами с родом *Vitis* по наличию небольшой центральной халазы и «верхушечного халазального желобка». У ископаемых семян *Ampelopsis tertiaria*, *Ampelopsis* sp. из раннемиоценовых отложений и *Ampelopsis macrosperma* из среднемиоценовых отложений Омской области преобладают признаки, присущие видам *Ampelopsis.* Это наличие широко-овальной халазы, располагающейся в верхней трети семени и отсутствие выраженного «верхушечного халазального желобка». Основные диагностические признаки, выявленные нами в результате критического анализа описаний ископаемых карпоидов и изучения коллекции современных семян, планируется более тщательно проанализировать с привлечением морфометрических методов. Выявленные анатомического отличия в строении семенной кожуры родов *Vitis* и *Ampelopsis* не позволяют диагностировать ископаемые остатки семян с точностью до рода. Однако несколько отличительных признаков позволили сгруппировать ископаемые и современные виды названных родов в группы, отличающиеся набором анатомических признаков: наличием или отсутствием лизигенных полостей в мезотесте, танинов в клетках мезотесты, а также количеством кристаллов в клетках эндотесты. В результате было выявлено пять основных групп видов. Использование дополнительных количественных характеристик строения тегмена позволяет осуществлять определение до вида. Таким образом, сочетания всех выявленных анатомических признаков строения семенной кожуры могут служить для видовой диагностики ископаемых семян родов *Vitis* и *Ampelopsis* с обязательным привлечением внешних морфологических признаков.

Литература

Вышенская Т.Д. Семейство *Vitaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 218–227.
Reid E.M., Chandler M.E.J. The London Clay Flora. British Museum (Natural History), London, UK. 1933. P. 379–390.
Corner E.J. H. The seeds of the *Dicotyledons*, vols 1, 2. Cambridge University press, Cambridge, UK. 1976.
Tiffney B.H. Nomenclatural revision: Brandon *Vitaceae* // Review of Palaeoboyany and Palynology. 1979. Ser. 27. P. 91.

О СЕМЕНАХ *LYSIMACHIA* И *NAUMBURGIA* (*PRIMULACEAE*) ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ)

Тропина П.Д.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Виды родов *Lysimachia* и *Naumburgia* (*Primulaceae*) часто встречаются в составе третичных флор, определенных по карпологическим остаткам. На территории России и ближнего зарубежья известны по остаткам семян 3 вида *Lysimachia* и 3 вида *Naumburgia*. Это ископаемые виды *L. nikitinii* P. Dorof., *L. angulata* P. Dorof., *N. subthyrsiflora* P. Nikit., *N. cupulisperma* Negru и современные виды *L. vulgaris* L. и *N. thyrsiflora* (L.) Reichb.), а также *Lysimachia* sp. и *Naumburgia* sp.

Эти семена известны из третичных отложений европейской части России, Белоруссии, Западной Сибири и Казахстана. Семена *Lysimachia vulgaris* известны из плиоценовых отложений европейской части России из местонахождения Кривоборье (Никитин, 1957). На ближних к Европейской России территориях находки семян *Lysimachia* cf. *vulgaris* отмечены в позднеплиоценовых флорах Белоруссии: Артуки, Холмеч, Дворец (Якубовская, 1982). Из упомянутой позднеплиоценовой флоры Дворца П.И. Дорофеев описал также ископаемый вид *L. nikitinii* (Дорофеев, 1986).

Азиатская часть России палеокарпологически изучена более детально благодаря трудам Дорофеева, П.А. Никитина и В.П. Никитина. Из раннемиоценовой флоры с. Екатерининского в Западной Сибири Дорофеевым (Дорофеев, 1963а) описан ископаемый вид *L. angulata*.

Семена *Lysimachia* sp. встречены в плиоценовых отложениях Симбугино в Башкирии на территории европейской части России (Дорофеев, 1977) и позднеплиоценовых отложениях Дворца в Белоруссии (Величкевич, 1990). Семена из Дворца характеризуются округлыми контурами и длинным рубчиком. Ф.Ю. Величкевич (1990) сближал их с *L. punctata* L. и в меньшей степени с *L. terrestris* (L.) Britton, Sterns & Poggenb. Кроме того, *Lysimachia* sp. отмечена в составе третичной флоры во многих местонахождениях Азиатской России с раннего олигоцена (?) по поздний плиоцен (Никитин, 2006). Семена *Lysimachia* sp. также были найдены в Казахстане: в позднеолигоценовой флоре Дюсембая и в миоценовой флоре Покровки (Дорофеев, 1963б).

Таким образом, наиболее древней можно считать находку семян *Lysimachia* sp. в Казахстане (верхний олигоцен, Дюсембай), а также под вопросом в нижнем олигоцене Сибири (Никитин, 2006). В миоцене *L. angulata* отмечена в Западной Сибири, а *Lysimachia* sp. в азиатской части России (Никитин, 2006) и в Казахстане. К плиоцену относятся находки *Lysimachia vulgaris* и *Lysimachia* sp. в европейской части России, *Lysimachia* cf. *vulgaris* и *Lysimachia* sp. в Белоруссии и *Lysimachia* sp. в азиатской части России (Никитин, 2006). Находки *L. nikitinii* приурочены к верхнему плиоцену Белоруссии.

Вид *Naumburgia subthyrsiflora* был описан П.А. Никитиным из плиоцена Кривоборья в европейской части России (Никитин, 1957), в Симбугино в Башкирии (Дорофеев, 1977). Этот вид также встречен в позднемиоценовых флорах Молдовы в местонахождениях Тараклия, Баймаклия, Лопацика (Негру, 1979), Украины в местонахождениях Табаки, Владичены (Негру, 1979) и Большой Фонтан (Негру, 1986). Он известен из многих миоценовых флор Западной Сибири (Киреевское, Вороново, Кожевниково, Прииск, Горный, Чернолучье, Лежанка, Исаковка, Карташово) (Дорофеев, 1962, 1963а).

Вид *N. cupulisperma* описан из позднемиоценовой флоры Молдовы, местонахождения Баймаклия и Табаки (Негру, 1979).

Семена современного вида *N. thyrsiflora* встречены в ископаемом состоянии в составе третичных флор в позднем плиоцене Белоруссии, Дворец (Величкевич, 1990).

Naumburgia sp. найдена в позднемиоценовой флоре Украины (Большой Фонтан) (Дорофеев, 1955), в плиоценовой флоре Белоруссии (скважина 120, Гродненская обл.) (Якубовская, 1984) и в неогеновой (без уточнения) флоре Белоруссии из местонахождения Смычек (Дорофеев, 1968). Присутствие *Naumburgia* sp. в составе третичной флоры Азиатской России отмечает В.П. Никитин (2006) для всего олигоцена, всего миоцена и раннего, среднего и под вопросом позднего плиоцена. В том числе, на указанной территории семена *Naumburgia* sp. встречены в олигоценовой флоре Лагерного сада в Западной Сибири (Никитин, 1965; Арбузова, 1997) и миоценовой флоре Мамонтовой горы в Восточной Сибири (Дорофеев, 1969; Никитин, 1976). Таким образом, наиболее древней можно считать находку *Naumburgia* sp. из олигоцена Лагерного сада. Из миоцена известны *Naumburgia subthyrsiflora*, *N. cupulisperma* и *Naumburgia* sp. Виды *N. subthyrsiflora* и *Naumburgia* sp. отмечены для всего миоцена Западной и Восточной Сибири, *N. subthyrsiflora* известна также из позднего миоцена Молдовы, а *Naumburgia* sp. из позднего миоцена Украины. Из плиоцена известны: *N. subthyrsiflora*, *N. thyrsiflora* и *Naumburgia* sp.

Исходя из описаний авторов видов и судя по морфологическим наблюдениям, ископаемые виды *Lysimachia* сходны между собой, как и виды *Naumburgia*. Для уточнения видовых отличий были исследованы ископаемые семена видов *Lysimachia vulgaris*, *L. angulata*, *L. nikitinii*, *Naumburgia subthyrsiflora* из местонахождений Кривоборье, Екатерининское, Исаковка, а также современные семена видов *Lysimachia vulgaris*, *L. punctata*, *L. davurica*, *L. terrestris* и *Naumburgia thyrsiflora*. Семена исследовались с помощью СЭМ, поперечные срезы толщиной 2 мкм были выполнены с помощью микротома Reichart.

Семена *Lysimachia* и *Naumburgia* имеют сходное строение. Семена *Lysimachia* мелкие (0,9–1,5 × 0,5–1,3 мм), по форме призматические, неровно трехгранные. Одну грань образует дорсальная сторона, она плоская, или слабовыпуклая, или слегка вогнутая, или выпукло-вогнутая, в очертании может иметь овальную форму, овально-ромбовидную, овально-четырех-пятиугольную, овально-шестиугольую форму, часто заостренную к верхнему и нижнему концу семени. Вентральная часть семени пирамидально оттянута к рубчику, образуя две грани. Рубчик находится в середине вентральной части семени, он линейно вытянут параллельно продольной оси семени, в длину обычно равен примерно 1/3 длины семени (может быть больше или меньше). Семена *Naumburgia* тоже мелкие: 1,2–2,2 × 1,1–1,9 мм ископаемые, 1,0–1,4 × 0,9–1,1 мм современные. По форме семена у современного вида *N. thyrsiflora* тоже часто трехгранные, могут быть и полушаровидные с приподнятой средней частью вентральной стороны, в очертании округлые, ископаемые же семена *Naumburgia* чаще с плоской или вогнутой вентральной стороной, в очертании почти округлые, овальные, иногда несимметричные.

Семенная кожура *Lysimachia* и *Naumburgia* довольно тонкая по отношению к размерам семени. Согласно литературным данным, она образуется на основе обоих интегументов, содержит дубильные вещест-

ва (Немирович-Данченко, 1992; Шаранина, 1994). У исследованных нами ископаемых семян *Lysimachia* и *Naumburgia* сохраняются два слоя тесты. Экзотеста состоит из папиллообразных клеток. У ископаемых семян *Lysimachia vulgaris*, *L. angulata*, *Naumburgia subthyrsiflora* (судя по описаниям авторов также и у *Lysimachia nikitinii* (Дорофеев, 1986) и у *N. cupulisperma* (Негру, 1979), как и у современных семян *L. vulgaris*, *L. davurica*, *L. terrestris* и *N. thyrsiflora* экзотеста состоит из столбчатых, радиально вытянутых, плотно прилегающих друг к другу или несколько отстоящих клеток. А у современной *L. punctata*, с которой иногда также сближали ископаемый вид *L. nikitinii* (Дорофеев 1986; Величкевич, 1990), экзотеста состоит из невысоких папиллообразных клеток с неравномерно возвышающимися наружными антиклинальными стенками. Известно, что скульптура поверхности обусловлена особенностями строения наружной эпидермы: степенью выпуклости и толщиной наружных периклинальных стенок и выраженностью антиклинальных стенок (Шаранина, 1994). Е.А. Шараниной (1994) были выделены три типа поверхности у семян *Lysimachia* и *Naumburgia*: губчатая, папиллярная и ретикулярная. У исследованных нами ископаемых видов *Lysimachia* и *Naumburgia* и близких к ним современных *L. vulgaris*, *L. davurica*, *L. terrestris*, *N. thyrsiflora* поверхность губчатая по классификации Шараниной, а у современной *L. punctata* – папиллярная. Губчатая поверхность часто имеет сложную скульптуру из складок, выростов, изогнутых частей наружных периклинальных стенок экзотестальных клеток. Скульптура поверхности семян, исследованная с помощью СЭМ, у *L. vulgaris* и *L. davurica* сходна. У рассмотренных нами семян *L. davurica* из разных коллекций наблюдается разнообразие скульптуры поверхности: от очень сходной со скульптурой *L. vulgaris* до отличающейся, состоящей из четких правильных ячеек, образованных приподнятыми краями антиклинальных стенок и равномерно вогнутыми наружными периклинальными стенками клеток экзотесты. На поперечных сколах семян исследованных видов (за исключением *L. punctata* и *L. terrestris*) видна небольшая изогнутость и сильная морщинистость антиклинальных стенок экзотесты. Слой эндотесты у семян ископаемых видов *Lysimachia* и сближаемых с ними современных видов *L. vulgaris*, *L. davurica*, *L. terrestris,* черный тонкий, с поверхности блестящий, плотный, кристаллоносный, в плане с внешней поверхности неровно ямчатый. Эти многоугольные ямки являются следами от кристаллов оксалата кальция. На поперечных срезах клетки эндотесты темные непрозрачные, содержат танины и крупные относительно размеров клетки кристаллы. У семян *Naumburgia* экзотеста крепче и лучше сохраняется, а эндотеста тонкая, часто плохо сохраняется в ископаемом состоянии.

В результате исследования было выявлено, что семена ископаемых видов *Lysimachia* по морфологии и анатомическому строению очень сходны между собой, а также с семенами современных видов *L. vulgaris*, *L. davurica, L. terrestris*, особенно с *L. vulgaris* и *L. davurica*, что, конечно, неудивительно, так как эти два вида – близкие современные виды, когда-то рассматриваемые как один. И хотя есть признаки для их различения: форма, размеры семени, относительные размеры рубчика, более сглаженная или более рельефная скульптура поверхности экзотесты, размеры клеток экзотесты и толщина эндотесты, но эти признаки не всегда четко выдерживаются. Можно предположить, что ископаемые виды *Lysimachia* между собой, и по отношению к современным *L. vulgaris* и *L. davurica*, являются близко родственными видами, а возможно даже и подвидами одного вида. Исключением, возможно, являются находки семян *Lysimachia* sp. из олигоценовых отложений Казахстана, которые сильнее отличаются по многим признакам, в том числе скульптурой поверхности, но небольшое количество материала и неважная сохранность не позволяют определить или описать эти находки в качестве отдельного вида. Также очень сходны между собой семена ископаемых видов *Naumburgia*, но они отличаются от семян единственного современного вида *N. thyrsiflora* большими размерами и характером скульптуры поверхности.

Литература

Арбузова О.Н. Новые данные об олигоценовой флоре Лагерного сада (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 3–15.

Величкевич Ф.Ю. Позднеплиоценовая флора Дворца на Днепре. Минск, 1990. 140 с.

Дорофеев П.И. Мэотическая флора из окрестностей г. Одессы // Труды Бот. института АН СССР. 1955. Сер. 1. Вып. 11. С. 109–143.

Дорофеев П.И. О находке миоценовой флоры в низовьях р. Оби // Докл. АН СССР. 1962. Т. 144. № 3. С. 649–651.

Дорофеев П.И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л. 1963а. 346 с.

Дорофеев П.И. Третичные растения Казахстана // Бот. журн. 1963б. Т. 48. № 2. С. 171–181.

Дорофеев П.И. О двух неогеновых флорах с Юго-востока Белоруссии // Докл. АН БССР. 1968. Т. 12. № 1. С. 67–69.

Дорофеев П.И. Миоценовая флора Мамонтовой Горы на Алдане. 1969. 124 с.

Дорофеев П.И. Симбугинская флора // Фауна и флора Симбугино. М., 1977. С. 35–86.

Дорофеев П.И. О плиоценовой флоре д. Дворец на Днепре // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 44–71.

Негру А.М. Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1979. 112 с.

Негру А.М. Мэотическая флора Северо-Западного Причерноморья. Кишинев, 1986. 195 с.

Немирович-Данченко Е.Н. Семейство *Primulaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 1992. Т. 4. С. 65–70.

Никитин В.П. Флора Мамонтовой Горы по семенам и плодам // Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора). М. 1976. С. 131–194.

Никитин В.П. Палеокарпология и стратиграфия палеогена и неогена Азиатской России. Новосибирск, 2006. 229 с.

Никитин П.А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской обл. М.; Л. 1957. 206 с.

Никитин П.А. Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). Томск, 1965. 120 с.

Шаранина Е.А. Разнообразие ультраскульптуры поверхности семян в роде *Lysimachia (Primulaceae)* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 13–19.

Якубовская Т.В. Плиоценовые флоры Белорусского Поднепровья // Палеокарпологические исследования кайнозоя. Минск, 1982. С. 34–61.

Якубовская Т.В. Очерк неогена и раннего антропогена Понеманья (по палеокарпологическим исследованиям). Минск, 1984. 160 с.

РАЗНООБРАЗИЕ ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕВЕКОВОЙ ЛАДОГИ (ПО КАРПОЛОГИЧЕСКИМ НАХОДКАМ)

Чухина И.Г.[1], Шитов М.В.[2]

[1]Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова
[2]Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Коэволюция природных и культурно-исторических процессов делает актуальными палеоэтноботанические исследования как для решения ботанико-географических вопросов, так и для понимания культурно-исторических процессов. Ладога (ныне Старая Ладога) – древнейший торгово-ремесленный центр Северной Руси, основанный в середине VIII в. Освоение ландшафтов нижнего Поволховья на протяжении от неолита до средневековья происходило на фоне изменений уровня Волхова: сначала – подъема, а затем – снижения (Шитов и др., 2007). За более чем 1200 лет существования Ладоги окружающие ее ландшафты претерпели глубокие изменения. Они были обусловлены, во-первых, антропогенным воздействием (сведение лесов, распашка угодий и т. д.), во-вторых, глобальными климатическими экстремумами позднего голоцена, а именно, раннесредневековым потеплением («малый климатический оптимум») и позднесредневековым похолоданием («малый ледниковый период») (Шитов и др., 2004).

Ранее были опубликованы данные о находках растительных остатков, прежде всего культурных растений – проса, ячменя, полбы, мягкой пшеницы, овса и ржи из Староладожского культурного слоя. Так, В.А. Петров в слоях IX–X вв. обнаружил только зерно, колосковые чешуи и солому проса (Петров, 1945). В.И. Равдоникас специально отмечал, что в слоях X в. много остатков проса, но нет пшеницы и ржи. Рожь, по его мнению, начинает встречаться в слоях XIII–XIV вв. (Равдоникас, 1949). А.В. Кирьянов в слоях земляного городища, относящихся, как он считал, к VII–VIII вв., обнаружил много зерна полбы, меньше – мягкой пшеницы и овса, а также единичные зерна ячменя и, видимо, яровой ржи; остатков проса в его материалах не оказалось (Кирьянов, 1959). В то же время в слоях IX–X вв. среди немногочисленных находок зерна Н.А. Кирьяновой, М. Аалто и Х. Хейнайоки представлены почти все культуры – просо, ячмень, полба, пшеница, рожь и овес (Кирьянова, 1992; Аалто, Хейнайоки, 1997).

Нами были изучены карпологические находки из отмывок погребенных почв на земляном городище в Старой Ладоге и Любшанском городище, расположенном на правом берегу Волхова в двух километрах ниже Старой Ладоги при устье р. Любша. Большая часть профиля погребенной почвы на земляном городище сформировалась, вероятно, во второй – третей четверти I тысячелетия от Р.Х., около 753 г. (Мачинский, 2002). Крепостной вал Любшанского городища был возведен в VIII в. (Рябинин, 2002). Таким образом, почвы оказались захоронены под валом не позже VIII в. от Р.Х.

В погребенной почве на земляном городище отмечены зерна пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.) и карликовой (*Triticum compactum* Host), двурядного пленчатого ячменя (*Hordeum vulgare* subsp. *distichon* (L.) Koern.), а также ржи (*Secale cereale* L.). В основании культурного слоя и подсыпке из алевритов в его подошве обнаружены зерна мягкой пшеницы, пленчатого двурядного ячменя и проса (*Panicum miliaceum* L.). (Семена культурных растений определены сотрудником ВНИИ растениеводства им. Вавилова И.Г. Лоскутовым.) Среди семян не обнаружено ни одного, принадлежащего специализированным сорнякам зерновых культур. В составе доминируют семена мари белой (*Chenopodium album* L.), которая в настоящее время относится к сегетальным сорнякам, легко занимающим хорошо удобренные рудеральные местообитания (Ульянова, 1997). Второе место по числу семян занимает малина (*Rubus idaeus* L.). Остальные 18 таксонов, определенные в отмывках, представлены небольшим количеством семян. Чаще всего встречаются семена рудеральных и сегетальных растений – *Elytrigia repens* L., *Polygonum convolvulus* L., *Persicaria hydropiper* (L.) Spach, *Stellaria media* (L.) Vill., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J.et C. Presl) Reichb., *Sinapis arvensis* L., *Urtica dioica* L., *Hyoscyamus niger* L.,

Galeopsis sp., *Cuscuta* sp., *Carduus* sp., *Nepeta* sp. Разнообразны по таксономическому составу семена опушечно-лесных и луговых растений – *Dactylis glomerata* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Aegopodium podagraria* L., *Berteroa incana* (L.) DC. Также обнаружено шесть плодиков представителей рода *Carex*.

По составу семян из погребенных почв и основания культурного слоя на земляном городище можно предположить, что раскопками, скорее всего, вскрыта территория рудеральной, мусорной окраины древней Ладоги. Обнаруженный набор семян сорняков был найден вне скопления зерен культурных растений, вероятно, эти группы растений не образовывали прижизненную ассоциацию. Поэтому следует признать отсутствие старопахотных почв в непосредственной близости к Ладоге.

В отмывках из турбированной и ненарушенной частей погребенной почвы Любшанского городища были обнаружены 28 зерен культурных злаков (*Triticum aestivum, T. compactum, Hordeum vulgare* subsp. *distichon*, *Secale cereale*, а также несколько семян рудеральных и луговых растений (*Aegopodium podagraria* L., *Chenopodium album* L., *Rumex acetosa* L., *Sinapis arvensis* L.). Зерна мягкой и карликовой пшеницы и ячменя встречены в ненарушенной погребенной почве; в турбированной части кроме них обнаружены еще и зерна ржи. Необходимо отметить, что эти зерна обнаружены в погребенной почве, которая не находилась сколько-нибудь продолжительное время на территории поселения – в ней нет следов навоза, щепы и т. п. Она была захоронена под валом после попадания в нее зерна и образования углистого слойка в кровле аккумулятивного горизонта (Шитов и др., 2007).

Почти половина находок зерен культурных злаков из погребенных почв Любшанского городища приходится на пшеницу. Также зерна пшеницы преобладают в древнейших культурных слоях Старой Ладоги (Кирьянов, 1959). Это свидетельствует о том, что в составе культурных злаков нижнего Поволховья в VIII в. доминирует пшеница – культура, нетипичная для этого района в более позднее время.

Обнаруженные в почвах, погребенных под валом Любшанского городища, зерна двух видов пшеницы, ржи и ячменя, а также отмеченная в аллохтонных почвах из насыпи вала пыльца пшеницы, ржи и ячменя, свидетельствуют о наличии древнейшего земледелия в нижнем Поволховье. Точно датировать период земледелия на территории будущего городища пока невозможно. Несомненно, однако, что этот период древнее вала (не позже VIII в. от Р.Х.) и не моложе кровли погребенной почвы. Судя по самым молодым датировкам угля из погребенной почвы – 1470±70 л.н. и 1460±100 л.н., он приходится на середину – третью четверть I тыс. от Р.Х. (Шитов и др., 2007). На территории древней Ладоги, остававшейся незастроенной до середины IX в., нет никаких признаков земледелия – она, скорее всего, представляла собой мусорную окраину. Культивируемые поля располагались, видимо, на грядах флювио-гляциальных песчанистых суглинков на правом берегу Волхова у Любшанского городища и современной дер. Чернавино.

Таким образом, вероятно, уже в середине–третьей четверти I тыс. от Р.Х. на месте будущего Любшанского городища располагались поля, где культивировались два вида пшеницы, рожь и ячмень. Ко времени основания Ладоги, около 753 г. от Р.Х., нижнее Поволховье было уже достаточно заселено, и на его территории давно распространилось земледелие, в связи с чем ландшафты претерпели значительные антропогенные изменения – разряжение лесов и образование пятен рудеральных, постпирогенных и пасквальных местообитаний.

Литература

Аалто М., Хейнайоки Х. Растительность и окружающая среда Старой Ладоги в эпоху викингов // Древности Поволховья / Под ред. А.Н. Кирпичникова, Е.Н. Носова. СПб., 1997.

Кирьянов А.В. История земледелия Новгородской земли X–XVI вв. // Материалы и исследования по археологии СССР. № 65 / Труды новгородской археологической экспедиции. Том II / Под ред. А.В. Арциховского и Б.А. Колчина. М., 1959.

Кирьянова Н.А. Сельскохозяйственные культуры и системы земледелия в лесной зоне Руси XI–XV вв. М., 1992.

Мачинский Д.А. Почему и в каком смысле Ладогу следует считать первой столицей Руси / Ладога и Северная Евразия от Байкала до Ла-Манша. Шестые чтения памяти Анны Мачинской. Старая Ладога, 21–23 декабря 2001 г. Сб. статей. СПб., 2002.

Петров В.А. Растительные остатки из культурного слоя Старой Ладоги // Краткие сообщения Института истории материальной культуры. Вып. XI. М.; Л., 1945.

Равдоникас В.И. Старая Ладога. (Из итогов археологических исследований в 1938–1947 гг.) // Советская археология. Т. 11. 1949.

Рябинин Е.А., Дубашинский А.В. Любшанское городище в нижнем Поволховье. Предварительное сообщение // Ладога и ее соседи в эпоху Средневековья / Под ред. Е.Н. Носова, А.Н. Кирпичникова. СПб., 2002.

Шитов М.В., Бискэ Ю.С., Носов Е.Н., Плешивцева Э.С. Природная среда и человек нижнего Поволховья на финальной стадии Ладожской трансгрессии // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 7: Геология, география. 2004. Вып. 3.

Шитов М.В., Константинова Т.А., Лоскутов И.Г. и др. Городская среда, землепользование и сельское хозяйство в средневековой Ладоге и ее округе (по палинологическим и карпологическим данным). II: середина I тыс. от Р.Х. – середина IX в. // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 7: Геология, география. 2007. Вып. 3. С. 44–59.

Ульянова Т.Н. Сорные растения во флоре России и других стран СНГ. СПб., 1997.

С Е К Ц И Я

КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ

ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ КОЛОННОВИДНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

Абдуллатипов Р.А.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Яблоня – важнейшая плодовая культура в нашей стране. В среднем по России на её долю приходится свыше 70% общей площади, занятой садами, т.е. значительно больше, чем под всеми остальными плодовыми породами вместе взятыми.

В Дагестане яблоня также представляет наибольшую производственную ценность, где она занимает 84% от площади семечковых или более 30% от общей площади садов.

К недостатку яблони обычно относят более позднее, по сравнению с большинством других плодовых пород, вступление в пору плодоношения. Даже при хорошем уходе большинство сортов начинают плодоносить через 8–10 лет после посадки. Поэтому в число основных задач современного интенсивного плодоводства входит максимальное сокращение этого срока. В решении этой задачи особое место занимают колонновидные сорта яблони, которые отличаются высокой скороплодностью и сравнительно малыми размерами деревьев. Одни сорта начинают плодоносить на 3–4 год, другие на второй, а самые скороплодные в первый же год после посадки в сад могут дать до трёх кг плодов в расчёте на одно дерево. Лучшие современные интенсивные сады только на 4–5 год приносят первые, единичные плоды. За такой период колонновидные сорта дают по 30–40 кг плодов с дерева (Кичина, 2002).

К настоящему времени колонновидные сорта яблони получили широкое распространение в Англии, Голландии, Югославии, Молдавии, Украине и в других странах.

В России колонновидные сорта, выведенные проф. В.В. Кичиной (НИЗИСНП) проходят испытание в Подмосковье, на Кавказе, в Мичуринске, Орле и в других регионах.

В Дагестане колонновидные сорта яблони изучаются с 1996 года в Горном ботаническом саду, который расположен на высоте 1650–2000 метров над уровнем моря, на Гунибском плато Центрального Дагестана. Почвы здесь горно-луговые, тяжело-суглинистые, карбонатные с выраженной скелетностью. Содержание гумуса в гумусово-аккумулятивном горизонте составляет 3–4%. Годовое количество осадков на плато – около 680 мм, причем основная масса выпадает в тёплый период года и составляет 587 мм (87%), относительная влажность воздуха 65%, средняя высота снежного покрова 12 см, максимальная 33 см, среднегодовая температура воздуха 6,7^{o}C, средняя температура самого холодного – января 5,2^{o}C, безморозный период 167 дней.

В опытных посадках изучаются 6 сортов, интродуцированых из московской области. Это сорта проф. В.В. Кичина – Арбат, Останкино, Джин, КВА, КВ-67 и КВ-23. Все они были размножены на сеянцах восточной яблони и посажены в 1999 году в коллекционный сад.

В 2005 году были интродуцированы еще 9 перспективных колонновидных сортов селекции В.В. Кичина: Червонец, Валюта, Васюган, Триумф, КВ-22, Лукоморье, Сенатор, Малюха и Президент.

По характеру ветвления и особенностям формирования колонновидной кроны шесть изучаемых сортов первого этапа подразделяются следующим образом:

1) Сорта с пирамидальной кроной – Арбат и Джин. Формирование надземной части у этой группы сортов в основном характеризуются теми же параметрами, что и обычных сортов яблони. В результате ветвления дерева возникает система соподчиненных осей различных порядков, такие как: осевые, скелетные, полускелетные, среди которых основную роль играет главная ось. В отличие от других древесных растений, имеющих шаровидную или раскидистую кроны, побеги здесь направлены под острым углом вверх, образуя пирамидальную крону. Ветки, образующие скелет дерева, расположены в основном ярусами, мутовчато.

2) Узкопирамидальная форма – Останкино и КВ-67. Эта группа занимает среднее положение между первой и третьей, т.е. у них хорошо выраженный ствол (ось) с менее развитыми скелетными и полускелетными осями. Эти сорта также характеризуются пирамидальным ростом, но с более острым углом отхождения веток от главной оси. У них не так сильно развиты скелетные ветви как в первой группе. Ветки здесь не имеют четко выраженного мутовчатого расположения и ярусности, их больше и они слабее развиты, чем у первой группы сортов.

3) Собственно колонновидные, у которых крона может сформироваться в колонну одним стволом, с густым расположением кольчаточных образований без особого вмешательства человека. Это сорта КВА и КВ-23. Здесь возникает более упрощенное стеблесложение, которое можно классифицировать как осевое с подчинением ему обрастающих укороченных плодовых образований.

Формирование кроны колонновидных сортов тесно связано с дифференциацией растущих побегов и выделением лидерного побега, который формирует ствол дерева.

Так, сорт Джин, относящийся к пирамидальной группе, в течение первых двух лет роста после посадки образовал семь скелетных веток, расположенных в двух ярусах (3 и 4 ветки). К концу 2006 года крона этого дерева имела уже 26 разветвлений при ширине кроны 100 см и высоте дерева 340 см. Всего за семь лет сформировалась 2541 почка, из них выросло 306 кольчаток, не пробудившимися остались 1216 почек, спящими 889 почек, погибло 129 кольчаток.

Следовательно, сорт Джин образует как скелетные, так и полускелетные ветки, на которых развиваются и обрастающие ветви. Отдельные ветки остаются скелетными без образования полускелетных боковых разветвлений, на которых формируются только обрастающие кольчатки.

У сорта Останкино, отнесенного к узкопирамидальному типу кроны (высота дерева 348 см, ширина кроны 80 см), в течение семи лет сформировалось 17 разветвлений, направленных от главной оси под углом в 10° (т.е. угол отхождения значительно меньше, чем у сорта Джин). Все они были менее развитые, т.е. полускелетного характера. Количество сформировавшихся почек за период наблюдений здесь было значительно меньше – 1510, а количество кольчаток больше – 311, т.е. 20% от сформировавшихся почек, а у сорта Джин – 12%. В связи с этим у сорта Джин наблюдается значительное оголение нижних частей веток.

Сорт КВ-23 относится к третьей группе роста – колонновидные. При высоте дерева 288 см, ширина его составила всего 28 см, количество кольчаток – более 40% от заложенных почек, т.е. превышали более чем в два раза обе группы сортов. Здесь более интенсивно выражено и отрастание кольчаток.

В состав скелетной системы у сортов 1$^{-й}$ и 2$^{-й}$ типов кроны входят как удлиненные, так и укороченные годичные побеги. Удлиненные, по значению их в системе стеблесложения, являются побегами формирования, ветвления и замещения. Последние выполняют функцию восстановления отмерших органов скелетной оси.

Полный структурно-биологический комплекс скелетной ветви имеет следующий состав боковых органов от основания к верхушке: спящие почки, укороченные побеги (кольчатки), удлиненные побеги, ветви следующего порядка.

На скелетных и полускелетных осях формируются обрастающие ветви. Начало им дают ветви разных порядков, возникающие в большом количестве на полускелетных осях. Они имеют различное строение.

У колонновидных сортов яблони с боковым ветвлением и пирамидальной формой кроны уже со второго или третьего года нарушается моноподиальность нарастания ослаблением или отмиранием терминальной почки. Ветвление начинается за счет пробуждения верхних боковых почек побега, из них формируются сильные боковые ветви, составляющие скелет кроны.

Побеги с менее интенсивным ростом становятся обрастающими ветками, которые способствуют образованию репродуктивных органов в системе ветвления.

Следовательно, у сортов Джин, Арбат и Останкино в первые годы жизни главная ось теряет лидерство. В результате образуется своеобразная форма дерева с коротким стволом, низко расположенной кроной, лишенной четко выраженной лидерной оси. Подавление главной оси в 3–4 летнем возрасте не приводит к образованию вторичной лидерной оси за счет побегов замещения.

Ранняя потеря лидерной оси и способности к ее восстановлению за счет побегов замещения отличает сорта Арбат и Джин с пирамидальной кроной от сортов КВА и КВ-23, более склонных к колонновидности за счет лидерства главной оси и образования более слабых боковых побегов.

Вмешательство специалиста необходимо в подборе подвоев, особенно для малоурожайных сортов поздно вступающих в плодоношение. К примеру, сорт КВА, привитый на сеянцах *Malus baccata* в 1997 году за 10 лет не вступил в плодоношение, сорт Арбат на третий год на этом же подвое дал урожай. Не отличается высокой урожайностью и сорт Джин (за период наблюдений деревья этого сорта давали единичные плоды). Малоурожайными оказались в условиях Гунибского плато и сорта КВ-23 и КВ-67. Из шести сортов, посаженных в коллекцию в 1999 году, более продуктивными оказались сорта Арбат и Останкино. Расчетная продуктивность отдельных деревьев сорта Арбат составила до 5–6 кг, у Останкино – до 3 кг. В расчете на 1 гектар при схеме посадки в коллекции 2,5 × 1,0 м (4000 дер. на 1 га) это составляет от 10 до 20 тонн. Если учитывать, что количество колонновидных деревьев можно довести до 22 тыс. на 1 гектар при размещении лентами, то урожай увеличится в 5–6 раз. Такая посадка удобна на дачных и террасных горных участках, где можно без ущерба разместить на 1 сотке 220 штук деревьев и получить больше 2-х тонн плодов. Посадку можно провести, и это будет вполне декоративно, вдоль дорожки, забора, стены дома, выбрав солнечную сторону. При таком размещении расстояние между деревьями можно довести до 40–50 см. К тому же деревья будут меньше ветвиться.

Очень важным показателем при оценке сортов является скороплодность, т.е. свойство быстро вступать в плодоношение.

Из шести изучаемых сортов в коллекции наиболее скороплодным оказался сорт Арбат, на второй год после посадки уже в маточнике на нем сформировалась до 100 плодов общей массой 6,5 кг. Из вновь привитых сортов наиболее скороплодными оказался сорт Васюган. Дерево привитое в 2005 году, уже в 2006 году сформировало 4 плода, т.е. плодовые почки заложились уже на прошлогоднем приросте. Это единственный из 6 изучаемых сортов, который закладывает плодовые почки на однолетнем растущем побеге.

Плоды почти всех изучаемых сортов отличаются высокими вкусовыми качествами; хотя и не доходят до высших мировых эталонов, но по основным показателям не уступают отечественным стандартным сортам. При оценке вкуса по 5-балльной системе, плоды большинства сортов получили оценки 4,0–4,5 балла. Плоды у сортов Останкино, Арбат и Джин отличаются сочной мякотью и тонкой кожицей.

Выводы:

1) Условия Гунибского плато вполне благоприятны для роста и развития колонновидных сортов яблони, инродуцированных из московской области.

2) Несмотря на наследственный колонновидный характер, архитектура кроны у сортов отличается в значительной степени друг от друга. Поэтому, по особенностям естественного формирования кроны и углам отхождения скелетных веток от главной оси, сорта колонновидной яблони, подразделяются на сорта с пирамидальным (Арбат и Джин), узкопирамидальным (Останкино и КВ-23) и колонновидным (КВ-23 и КВА) типами крон.

3) Наиболее продуктивным, скороплодным и урожайным в условиях Гунибского плато является сорт Арбат, привлекательные и крупные плоды имеют сорта Останкино, КВ-23, Джин и Васюган. Лучшей лежкостью отличаются плоды сорта Останкино.

Литература

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Кичина В.В. Колонновидные яблони. М.: ВСТИСП, 2002. 160 с.

Нахумовский Е.А. Осевая и побеговая системы семенных растений // Известия ТСХА. М., 1971. Вып. 1. С. 54–66.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

АБРИКОС – ПЕРСПЕКТИВНАЯ ПЛОДОВАЯ КУЛЬТУРА В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

Ахматова З.П., Карданов А.Р.

Нальчик, Кабардино-Балкарская Республика, ФГНУ Северо-Кавказский НИИ горного и предгорного садоводства

В связи с четко выраженной вертикальной зональностью, горные экосистемы значительно отличаются от равнинных. Сложный рельеф, малая мощность почвенного покрова, суровые климатические условия обусловливают невысокую устойчивость экосистем горных территорий, кроме того, довольно высока вероятность возникновения интенсивных процессов эрозии. Поэтому любой вид человеческой деятельности, в том числе – сельскохозяйственное производство, в горной местности должно строиться на основе тщательного предварительного эколого-экономического анализа. В связи с уникальностью горных территорий, любой технологический прием должен быть оценен, в первую очередь, с точки зрения безопасности для окружающей среды и только затем – с позиции эффективности производства.

Взаимосвязь в динамике развития плодовых культур с климатическими условиями издавна привлекала внимание ученых (Вавилов, 1925; Ацци, 1959; Ряднова, 1966; Гущин, 1969; Каиров, 1977; Драгавцева, 1991 и др.), и проблема экологического оптимума является основной, хотя ей уделяется недостаточное внимание.

Основная причина низкой продуктивности плодовых культур – отсутствие сформированных экологически сбалансированных зон по природным регионам. Для достижения успеха нужны теоретические и экспериментальные исследования проблемы агроландшафта применительно к плодовым культурам.

Оценка возможности возделывания плодовой продукции (абрикоса) в высокогорных микрозонах (1100–2000 м над уровнем моря) является задачей наших исследований. Имеются значительные для Кабардино-Балкарии резервы получения экологически чистой плодовой продукции в горах. Горы занимают 51% всей территории республики, которые, в основном, используются только как пастбища и сенокосы.

Для посадки производственных плодовых насаждений выбраны микрозоны, представленные склонами различных экспозиций и являющиеся благоприятной нишей для стабильного плодоношения абрикоса. Высажено 6 тысяч саженцев 16 сортов абрикоса контурным методом не нарушая естественного почвогрунта.

Исследования проводились в 2000–2007 годах на трех участках, объектами исследований были сорта абрикоса различного срока созревания, посаженные в 1985 году. В исследованиях, анализе и обработке полученных данных использовали общепринятые в плодоводстве методики: «Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Мичуринск, 1973; Орел, 1999).

Экспериментальный материал получен в микрозонах, которые являются составной частью горно-степной плодовой или горной природной зон Кабардино-Балкарской республики, где размещаются три участка опытно-производственных насаждений абрикоса (рис. 1).

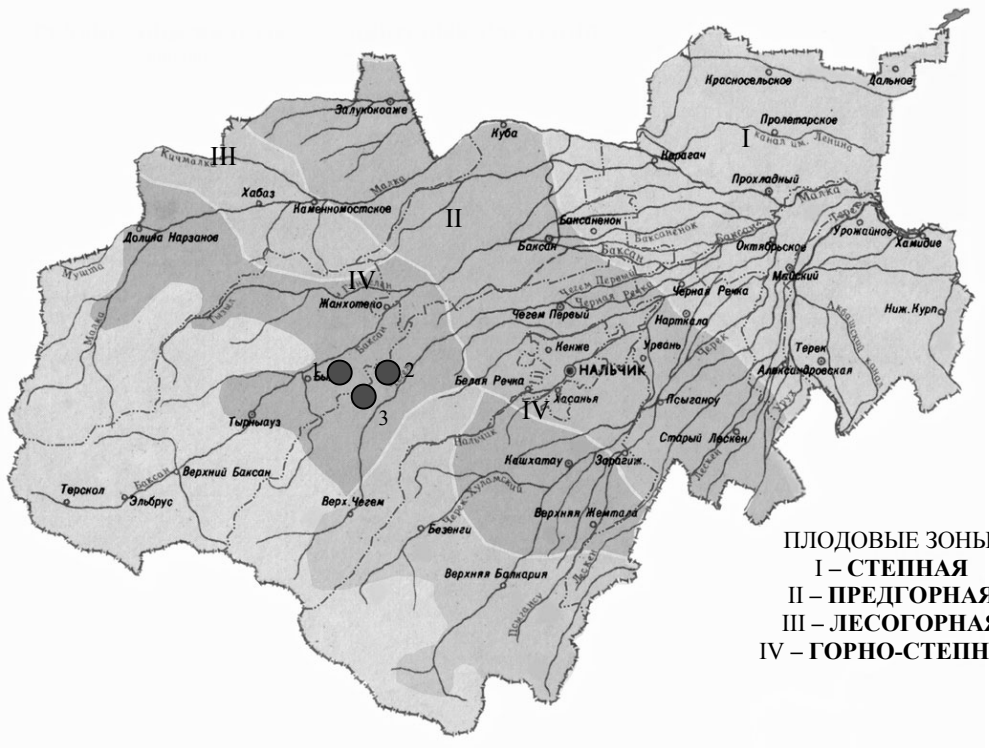


Рис. 1. Плодовые зоны садоводства Кабардино-Балкарии

На 1 участке юго-восточной экспозиции южного склона, расположенном на высоте 1400 м над уровнем моря, урожайность сортов была в среднем 75,5–120,5 ц/га или 18–29 кг с дерева – средние показатели с учетом 2004 неурожайного года. Среди сортов ранне-среднего срока созревания наибольшие показатели урожайности имели сорта Летчик, Дима, Надежда – 97,6–109,3 ц/га. Сорта Олимп, Краснощёкий, Выносливый, Консервный поздний – из группы средне-позднего срока созревания с урожайностью 106,9–120,5 ц/га. Наименьшие показатели урожайности были у сортов Юбиляр, Приусадебный, Арзами оранжевый, Парнас с урожайностью 75,5–84,7 ц/га. Промежуточное положение с урожайностью 87,2–102,6 ц/га занимали сорта Аврора, Шалах, Арзами, Орлик, элитная форма Т-8–1.

Экологические условия участка 2 северо-западной экспозиции северного склона Скалистого хребта, расположенного вдоль основного направления ущелья на высоте 1440 м над у.м. оказались наиболее благоприятными для плодоношения абрикоса в период наших исследований. Так, в отдельные годы (2000, 2001 гг.) урожайность сортов доходила до 200–229 ц/га по сортам Краснощекий, Олимп, Выносливый. Лучшие по урожайности сорта имеют и наибольший процент положительного отклонения от средней урожайности всех сортов. Так, 109,7; 113,8; 120,7% отклонения составили урожайность по сортам средне-позднего срока созревания: Консервный поздний, Краснощекий, Выносливый и 107,5; 108% – по сортам ранне-среднего срока созревания: Дима и Надежда. Более 100% отклонения от средней урожайности имели сорта Олимп и элитная форма Т-8–1. Эти сорта были лучшими по степени плодоношения и урожайности в условиях северо-западной экспозиции.

Погодные условия и микроклимат, образующиеся на восточном склоне Скалистого хребта и северо-восточной экспозиции, где расположен 3 участок, являются более суровыми из-за ветров, дующих с севера от основного направления ущелья и задерживающихся на участке, расположенном поперек ущелья. В результате средние показатели урожайности сортов на этом участке были ниже, чем на двух других участках и составляли 79–111,5 ц/га. Лучшими были сорта Надежда, Краснощекий, Орлик, Олимп, Арзами оранжевый, Выносливый, Консервный поздний, элитная форма Т-8–1.

Влияние экологических условий места расположения участка высоко и оно составляет в среднем 55,8%. Фактор влияния сорта в данном случае составляет 41,4%, то есть биологические особенности сорта также немаловажны при подборе сортов для посадки в выбранные оптимальные экологические условия, другие факторы – 2,8% (рис. 2).

Рис. 2. Уровни влияния различных факторов на урожайность абрикоса в зависимости от месторасположения участков.

Эколого-экономическая оценка сортов абрикоса в производственных условиях горных микрозон дала возможность выделить экономически высокоэффективные и адаптивные сорта Шалах, Летчик, Дима, Надежда, Краснощекий, Олимп, Орлик, Выносливый, Консервный поздний, элитная форма Т-8-l, дающие чистый доход 80,5–171,5 тыс. рублей с 1 га, и имеющие разные сроки созревания. Срок съемной зрелости один месяц, съем проводится в два этапа, который позже на 1–1,5 месяца, чем на равнине. В горах весь вегетационный период развития дерева короче на 2–2,5 месяца.

Учитывая определенное влияние насаждений на эколого-ландшафтное состояние микрозон при оптимальном размещении абрикоса, агротехнические мероприятия и другие антропогенные воздействия должны проводиться в соответствии с сохранением экологического равновесия. Рациональное использование микрониш должно быть построено только на экологических принципах при гармоничном сочетании любых сельскохозяйственных угодий в составе естественного ландшафта. Предполагается освоение склоновых земель в Чегемском, Эльбрусском и Черекском районах под абрикосовые насаждения до 350 га. Производить закладку садов в горных микрозонах следует выделенными высокоэффективными малоэнергоемкими сортами.

Большинство российских (Заславский, 1969; Сахаров, 1975; Воробьев, 1979; Крупчатников, Мащенко, Ананьев, 1989; Каштанов, Лисецкий, Швебс, 1994; Коломейченко, Петелько, Крупчатников, 2000) и зарубежных (Liang Jialing, Huang Yansheng, Wang Fei, Wang Wenjie, Zhang Chengjun, Nie Jiangli, 1999; Ancay, Rossier, Mermi LLod, Delabays, 2001) ученых считают, и наше, научно-обоснованное мнение подтверждает, что при таком экологическом подходе к природопользованию в XXI веке удастся приостановить деградационные процессы (эрозия, дефляция, дегумификация и т.д.) на склоновых землях, организовать современное сельскохозяйственное производство на эколого-ландшафтной основе, используя высокорентабельные отрасли и перспективные культуры.

Литература

Ацци Дж. Сельскохозяйственная экология. М.: ИЛ. 1959. 459 с.

Вавилов Н.И. Влияние горного климата на растения // Труды по прикладной ботанике и селекции. 1925. Т. 15. Вып. 5. 115 с.

Воробьев С.А. Севообороты интенсивного земледелия. М.: Колос, 1979. 368 с.

Гущин М.Ю. Экологические основы размещения плодовых и ягодных культур в Украинской ССР // Докл. на соиск. учен. степени доктора с.-х. наук, Киев, 1969. 107 с.

Драгавцева И.А. Система оценки пригодности экологических условий для выращивания косточковых на Северном Кавказе (на примере абрикоса). Рекомендации. М., ЦНТИПР, 1991. 28 с.

Заславский М.Н. Эрозия почв и земледелие на склонах. Кишинев, 1969. С. 474–492.

Каиров А.К. Экология и размещение косточковых культур в зоне Центральной части предгорий Северного Кавказа // Труды Кабард.-Балк. опытной станции садоводства. Нальчик, 1977. Вып. 1. С. 78–90.

Каштанов А.Н., Лисецкий Ф.Н., Швебс Г.И. Основы ландшафтно-экологического земледелия. М., 1994. 128 с.

Коломейченко В.В., Петелько А.И., Крупчатников А.И. Рациональное использование склоновых земель. Орел, 2000. С. 228–251.

Крупчатников А.И., Мащенко С.С., Ананьев В.С. Влияние экспозиции склонов на эрозию почв и урожайность // Почвоведение. 1989. № 3. С. 103–112.

Ряднова И.М. Поиски зоны устойчивого плодоношения абрикоса на Северном Кавказе // Растениеводство. Краснодар, 1966. Вып. 64. С. 3–28.

Сахаров В.В. Борьба с водной эрозией почв в садах и на виноградниках. Кишинев, 1975.

Ancay A., Rossier J., Mermi LLod G., Delabays N. Evolution floristigue de talus enherbes en verder dabricotiers // Rev. suisse viticult, arboricult. Et horticult. 2001. 33, № 5. P. 273–278.

Liang Jialing, Huang Yansheng, Wang Fei, Wang Wenjie, Zhang Chengjun, Nie Jiangli // Dongbei linye daxue xuebao = J.North – East Forest. Univ. 1999. 27, № 4. P. 63–66.

РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ИЗМЕНЕНИИ КОНКУРЕНТНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВНУТРИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ МОНОКУЛЬТУРЫ *GLYCINE MAX* (L.) MERR.

Белова Т.А.

Курск, Курский государственный университет

Каждый организм постоянно испытывает на себе прямое или косвенное влияние других существ, вступает в связь с представителями не только других видов — растениями, животными, микроорганизмами, но и в первую очередь, своего вида. При этом зависит от них и сам оказывает на них воздействие. Наиболее четко внутривидовые взаимоотношения прослеживаются на естественно созданных одновидовых группировках, то есть в посевах. Искусственно и естественно возникающие различия в агроценозах изначально оказывают влияние на положение и конкурентоспособность растений.

В данной работе преследуется цель выявить причины появления разновозрастных растений и выяснить возможность синхронизации морфогенеза *Glycine max* (L.) Merr. при интродукции в условиях Курской области.

Исследования проводились в условиях темно-серых лесных почв Курской области. Мелкоделяночный опыт закладывался в 3-х кратной повторности по сокращенной факторной схеме $3^4.17$ для четырех факторов на трех уровнях их варьирования. Обработка семян (фактор А) проводилась раствором эпина с концентрацией 0,2 и 0,4 мг/л (1 доза и 2 дозы). Растения опрыскивали в период развития 6–7 междоузлия раствором эпина с концентрацией 0,04 и 0,08 мг/л (1 доза и 2 дозы), из расчета 10 и 20 мг/га (фактор В). Обработка растений препаратом силк проводилась в этот же период из расчета 0,04 и 0,08 л/га (расход воды – 300 л/га). Исследования проводили на трех сортах *G. max*.

Энергия прорастания и полевая всхожесть явились одними из первых признаков, определивших дальнейшую продуктивность растений, и изменялись в довольно широких пределах у разных сортов сои под влиянием изучаемых факторов по годам опытов.

Появление всходов отмечалось на 4–8 день. Период от появления первых проростков до максимального их числа на делянке сравнительно длительный и растягивался до 10–14 дней. Это привело к неоднородности их возрастного состава, что в дальнейшем способствовало дифференциации положения растений в складывающихся агроценозах: возникали различия в фазах развития растений – интервал от фазы семядолей до фазы первого тройчатого листа. Данное явление представляет собой одну из первых причин, создающих препятствие для успешной интродукции сои в условиях Центрального Черноземья.

Из ряда изучаемых факторов наиболее действенными, изменяющими показатель скорости появления всходов, оказались обработка семян эпином (табл.) и сроки посева (косвенное влияние благодаря изменению метеоусловий, в первую очередь – накопление суммы активных температур и количество выпавших осадков).

Анализируя прорастание семян, обработанных эпином, можно сделать заключение об отсутствии влияния данного фактора на конечный результат полевой всхожести и на время появления первых всходов (доля вклада фактора А составляет всего 0,1%).

Изменение полевой всхожести под влиянием эпина и сортовых особенностей описывается уравнением регрессии следующего вида (1):

полная полевая всхожесть, $V_{пл}$,% проростков

$$V_{пл} = 38{,}72 + 0{,}10\ a - 0{,}00\ b + 0{,}07\ c - 3{,}50\ d - 0{,}08\ a^2 + 20{,}09\ d^2 \qquad (1)$$

($R = 0{,}99$, $F_ф = 2{,}53$, $F_{05} = 2{,}06$)

Влияние регуляторов роста на скорость появления всходов и полевую всхожесть разных сортов сои

День от появления первых крючков гипокотиля	Полевая всхожесть,%					
	сорт Белор		сорт Белгородская-48		сорт Октябрь-70	
	Обработка семян водой	Обработка семян эпином	Обработка семян водой	Обработка семян эпином	Обработка семян водой	Обработка семян эпином
1	9,6	14,2	0	0,97	14,9	16,3
2	15,3	27,6	3,5	4,8	17,6	22,2
3	23,2	40,0	5,1	9,3	23,6	28,5
4	35,4	45,9	8,2	16,3	29,8	37,2
5	40,9	58,8	12,3	26,4	38,7	45,2
6	46,3	62,0	17,6	35,5	44,5	52,6
7	51,4	–	25,8	37,4	47,4	55,2
8	57,2	–	29,6	38,9	49,9	–
9	60,6	–	33,1	–	51,7	–
10	62,1	–	35,8	–	53,2	–
11		–	37,2	–	54,8	–
12		–	38,0	–	55,1	–
Полная всхожесть	62,1	62,0	38,3	38,9	55,1	55,2

Ежедневный (в течение 15 дней) подсчет числа появляющихся проростков дал возможность выявить влияние регуляторов роста на дружность появления всходов. Обработка семян эпином привела к синхронизации энергии прорастания. Максимальная величина полевой всхожести семян, в опытных вариантах (со дня появления первых проростков) достигалась уже на 7-й день (см. табл.). Это помогло преодолеть пестроту возрастного состава проростков, что способствовало сужению границ значений морфометрических показателей проростков.

Сокращение периода от появления первых проростков до максимального их числа на делянках опытных вариантов объясняется, на наш взгляд, тем, что эпибрассинолид обладает способностью увеличивать обводненность тканей (Prusakova et al., 1996). А прорастанию семени предшествовало его набухание – поглощение воды, одновременно с которым начинается активная ферментативная деятельность, приводящая к мобилизации запасных веществ в семядолях, то есть переходу их в растворимое состояние, доступное для поглощения клетками меристемы зародыша (Васильев, 1977). В итоге, повышенная обводненность тканей семени, происходившая под действием обработки семян эпином, приводит к более лучшей мобилизации запасных веществ, что способствовало дружности появления всходов.

Другим значимым фактором, приводившим к изменению показателей полевой всхожести, явились разные сроки посева. Поздние сроки сева, которым сопутствуют более высокие показатели суммы активных температур, ускорили появление всходов.

При ранних сроках период от появления первых проростков до максимального их числа на делянке протекал за 14 дней. При поздних сроках он сокращался до 5 дней.

На основании выше сказанного, можно сделать вывод об аналогичном влиянии факторов обработки семян эпином и поздних сроков посева на энергию прорастания семян.

Влияние регулятора и суммы активных температур на первых этапах развития наложило отпечаток на последующий рост растений.

В результате того, что в контрольных вариантах интервал между появлением первых и последних проростков достаточно высок (до 12 дней), возникли условия для появления средообразующих и угнетенных растений, обладающих значительными различиями в морфогенезе.

Растения, появившиеся первыми, обладали большей конкурентоспособностью, более быстро переходя в следующую фазу развития, они определяли режим экологических факторов, в первую очередь сильное затенение и обеднение почвы питательными веществами (Культиасов, 1982). Растения, появившиеся позже, изначально испытывали угнетение, отставали в фазах развития, характеризовались отсутствием боковых побегов, более поздним переходом к генеративному развитию и, в целом, низким качеством семенного материала.

При обработке семян эпином, вследствие синхронизации появления всходов, исключались конкурентные взаимоотношения между «популяциями» разновозрастных растений. В результате плантация состояла из большего числа растений с хорошо развитыми побегами и повышенным количеством бобов на них.

Численным доказательством описанного выше факта является меньший размах варьирования показателей одного растения на делянках опытных вариантов.

Поэтому не будет преувеличением отметить, что косвенные трансабиотические отношения растений в конечном итоге сводились к взаимодействию на уровне взаимного изменения физиологических процессов (Культиасов, 1982).

Таким образом, разное время появления проростков обусловило неодновременность наступления фенологических фаз, что привело к существованию разных соотношений числа средообразующих и угнетенных растений в контрольных и опытных вариантах. Влияние эпина и увеличение суммы активных

температур направлено на сокращение общей продолжительности процесса от появления первых проростков до максимального их числа на единице площади, что способствовало синхронизации ритма морфогенеза у растений и формирование более выровненной структуры плантации, и, в конечном итоге, были улучшены физиологические факторы, которые контролировали формирование урожая сои.

Литература

Аликбеков Х.А., Пружин М.К., Космовский А.Л., Плотникова Т.А. Планирование многофакторных опытов и биометрический анализ их результатов с использованием ПЭВМ (алгоритмы и программы). Курск, 1997. 151 с.

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника. М., 1977. 480 с.

Дугин Н.Н. Соя в Курской области // Земледелие, 1999. № 1. С. 15.

Культиасов И.М. Экология растений. М., 1982. 384 с.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Хрипач В.А., Жабинский В.Н., Лахвич Ф.А. Перспективы практического применения брассиностероидов – нового класса фитогормонов (обзор) // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биол. растений, 1995. № 1. С. 3–11.

Prusakova L.D., Chizhova S.I. Antistress action of brassinosteroids on cereals under drought condition // Annuel symposium “Physical-chemical basis of plant physiology”. Pushchino: 1996. P. 55

РАЗРАБОТКА ТЕХНОЛОГИЙ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ И ПОЛУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТОГО РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ

Вержук В.Г.[1], Бурмистров Л.А.[1], Мурашев С.В.[2], Белова А.Ю.[2]

[1] *Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова*

[2] *Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет низкотемпературных и пищевых технологий*

На XVI Международном Ботаническом конгрессе (США, 1999) подчеркивалась необходимость действенных мер по сохранению растений, принимая во внимание и задачи по увеличению их продуктивности (Яшина, Шабаева, Розанов, 1996). На фоне экологических, климатических и других техногенных нарушений, задачи повышения продуктивности растений и получения экологически чистого сырья всегда остаются актуальными и современными.

В наших исследованиях было изучено влияние водного раствора глицина на продуктивность растений айвы японской (*Chaenomeles* Lindl.), химический состав и продолжительность хранения плодов.

Обработка водным раствором глицина в период бутонизации-начала цветения растений осуществлялась с целью влияния его на весь период роста и развития плодов, что изначально активизирует в плодах защитные механизмы.

Включение периода формирования растительной продукции как подготовительного этапа в состав технологического процесса холодильного хранения позволяет усилить и использовать эти защитные механизмы для всех видов потерь во время хранения. Импульс, модифицирующий биохимические свойства и усиливающий именно защитные механизмы, растительная продукция может приобрести только на начальном этапе вегетации. Причина заключается в том, что реализация защитных свойств растения связана с активизацией ряда ферментов и достижением оптимального соотношения между различными путями превращения веществ в растительных тканях, что также связано с активностью ферментов (Медведев, 2004). Плоды, выращенные с применением глицина, приобретают ряд ценных признаков, в отличие от контрольных вариантов (табл. 1). Для них характерны повышенные концентрации физиологически активных веществ, в том числе и те, что выполняют антиоксидантную функцию (органические кислоты, витамин С, фенольные соединения); заторможенное состояние окислительных ферментов (полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза), что способствует накоплению в плодах физиологически активных веществ (Ермаков, 1972). Заторможенное состояние полифенолоксидазы предотвращает потемнение плодов, что придает им лучший товарный вид и позволяет получать соки по технологии без операции осветления. Лучшая сохранность стимулированных плодов в течение холодильного хранения обеспечивается защитными механизмами, связанными с повышенной кислотностью и восстановительными процессами, реализуемыми с участием пентозофосфатного пути дыхания (в частности синтез липидных компонентов мембран). Результаты, полученные для плодов айвы японской после 60 суток хранения (табл. 1) свидетельствуют о том, что стимулирующая обработка кустов в период бутонизации-начало цветения водным раствором глицина позволяет лучше сохранять питательные вещества и снизить величину естественной убыли.

Таблица 1

Влияние концентрации водного раствора глицина на химический состав и продуктивность растений и плодов айвы японской во время закладки на холодильное хранение и через 60 суток хранения

Во время закладки плодов на хранение				
Вариант обработки	Контроль	Опыт 250 мг/л	Опыт 350 мг/л	Опыт 450 мг/л
Средняя масса плодов, г	19,9	20,5	25,5	20,9
Плотность плодов, г/см^3	0,92	0,90	0,90	0,91
Содержание сухих веществ,%	14,9	12,8	12,8	13,2
Содержание органических кислот,%	2,61	2,88	3,12	2,80
pH сока	3,4	3,2	2,9	3,2
Активность полифенолоксидазы, мг окисленной аскорбиновой кислоты/1 г	0,656	0,050	0,048	0,068
Активность аскорбатоксидазы, мг оки-сленной аскорбиновой кислоты/ 1 г	0,293	0,011	0,010	0,015
Содержание фенольных соединений (сумма флованоидов) в экзокарпии, мг/100 г сырой массы	73,5	86,2	92,1	84,4
Содержание витамина С, мг/100 г сырой массы	21,0	37,9	39,7	34,4
Через 60 суток хранения				
Вариант обработки	Контроль	Опыт 250 мг/л	Опыт 350 мг/л	Опыт 450 мг/л
Средняя масса плодов, г	18,3	19,2	23,9	19,4
Содержание сухих веществ,%	15,5	13,0	12,9	13,5
Содержание органических кислот,%	2,11	2,68	2,92	2,58
pH сока	3,83	3,42	3,34	3,62
Активность полифенолоксидазы, мг окисленной аскорбиновой кислоты/1 г	0,680	0,163	0,140	0,187
Активность аскорбатоксидазы, мг оки-сленной аскорбиновой кислоты/ 1 г	0,355	0,043	0,035	0,073
Содержание фенольных соединений (сумма флованоидов) в экзокарпии, мг/100 г сырой массы	51,4	64,1	70,1	61,4
Содержание витамина С, мг/100 г сырой массы	15,0	24,7	27,8	22,8
Естественная убыль, г/(кг·сутки)	1,35	1,09	1,04	1,22

Влияние концентрации водного раствора глицина на лежкость плодов айвы во время холодильного хранения и снятие их с хранения представлено в табл. 2.

Таблица 2

Влияние концентрации водного раствора глицина на лежкость плодов айвы во время холодильного хранения

Во время закладки плодов на хранение				
Вариант обработки	Контроль	Опыт 250 мг/л	Опыт 350 мг/л	Опыт 450 мг/л
Средняя масса плодов, г	19,9	20,5	25,5	20,9
Плотность плодов, г/см^3	0,92	0,90	0,90	0,91
Содержание сухих веществ,%	14,9	12,8	12,8	13,2
Содержание органических кислот,%	2,61	2,88	3,12	2,80
pH сока	3,4	3,2	2,9	3,2
Активность полифенолоксидазы, мг окисленной аскорбиновой кислоты/1 г	0,656	0,050	0,048	0,068
Активность аскорбатоксидазы, мг оки-сленной аскорбиновой кислоты/ 1 г	0,293	0,011	0,010	0,015
Содержание фенольных соединений (сумма флованоидов) в экзокарпии, мг/100 г сырой массы	73,5	86,2	92,1	84,4
Содержание витамина С, мг/100 г сырой массы	21,0	37,9	39,7	34,4
Через 60 суток хранения				
Вариант обработки	Контроль	Опыт 250 мг/л	Опыт 350 мг/л	Опыт 450 мг/л
Средняя масса плодов, г	18,3	19,2	23,9	19,4
Содержание сухих веществ,%	15,5	13,0	12,9	13,5
Содержание органических кислот,%	2,11	2,68	2,92	2,58
pH сока	3,83	3,42	3,34	3,62
Активность полифенолоксидазы, мг окисленной аскорбиновой кислоты/1 г	0,680	0,163	0,140	0,187
Активность аскорбатоксидазы, мг оки-сленной аскорбиновой кислоты/ 1 г	0,355	0,043	0,035	0,073
Содержание фенольных соединений (сумма флованоидов) в экзокарпии, мг/100 г сырой массы	51,4	64,1	70,1	61,4
Содержание витамина С, мг/100 г сырой массы	15,0	24,7	27,8	22,8
Естественная убыль, г/(кг·сутки)	1,35	1,09	1,04	1,22

Оценка лежкости плодов проводилась по методике ВИР (Нестеров, 1986). Наилучшая лежкость выявлена у плодов, полученных с деревьев, обработанных водным раствором стимулятора с концентрацией 250 и 350 мг/л. Однако при близких значениях лежкости они значительно различаются по массе плодов. Максимальная масса плодов зафиксирована для концентрации стимулятора 350 мг/л.

Для плодов айвы максимальные значения биометрических параметров плодов, повышенное содержание физиологически активных питательных веществ (органические кислоты, витамин С, фенольные соединения), минимальные значения активности окислительных ферментов, а также минимальная величина естественной убыли плодов и лучшая сохранность питательных веществ во время холодильного хранения при температуре 0…3°С во всех случаях приходятся на концентрацию водного раствора глицина равную 350 мг/л.

Литература

Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. // Под редакцией А.И. Ермакова. Л.: Колос, 1972. 456 с.

Медведев С.С. Физиология растений. Санкт-Петербург // Издательство СПбГУ, 2004. 336 с.

Нестеров Я.С. Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа (методические указания) // Составитель чл-кор. ВАСХНИЛ, проф. Я.С.Нестеров. Л.: ВИР им. Н.И. Вавилова, 1986. С. 102.

Яшина С.Г., Шабаев Э.В., Розанов С.И. Криоконсервация меристем зубянки пятилистной (*Denturia quinquefolia* В) и валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) // Материалы рабочего совещания 28–30 мая 1996 г. «Консервация генетических ресурсов». М., 1996.

НОВЫЙ МЕТОД ИНТРОДУКЦИОННОГО ИЗУЧЕНИЯ СОРТОВ ЯБЛОНИ И ГРУШИ

Газиев М.А., Асадулаев З.М.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Интродукционный процесс, получивший свое бурное развитие со времен великих географических открытий продолжается и способствует решению проблем, связанных с различными сферами жизнедеятельности человечества. В планомерном, научно-обоснованном развитии этого процесса особую роль играют ботанические сады, в их числе и Горный ботанический сад ДНЦ РАН.

Одной из задач ГорБС является изучение и внедрение в среднегорные и высокогорные районы Дагестана более продуктивных культиваров продовольственных, лекарственных, декоративных и иных растений. Среди этих направлений наиболее трудоемким и продолжительным является изучение древесных интродуцентов. Трудности интродукционной работы с древесными растениями и в частности с такими плодовыми культурами как яблоня и груша связаны с продолжительностью виргинильного периода онтогенетического развития. При этом дефинитивный период в жизни интродуцированных сортов, особенно на сильнорослых подвоях как сеянцы *Malus orientalis* Uglitzk. и *Pyrus caucasica* Fed. наступает через 5–10 лет. Поэтому разработка методов и технологических элементов воздействия на древесные плодовые растения с целью ускорения их вступления в плодоношение является весьма актуальной задачей.

В 1998 году Горным ботаническим садом из Свердловской опытной станции плодоводства были получены одревеснevшие черенки годичных побегов 45 сортов яблони и 15 сортов груши. С целью первичного интродукционного изучения часть черенков сортов яблони были привиты на клоны подвоя М7, а сортов груши – на клоны айвы R 3 и на сеянцы груши кавказской.

Недостатками этого метода интродукционного изучения сортов яблони и груши являются: 1) продолжительный (5–10 лет) период вступления привитых деревьев в плодоношение; 2) значительные затраты на уход за растениями; 3) проблемы, связанные с пересадкой и приживаемостью; 4) потребность в значительных площадях плодородной земли; 5) повреждаемость в молодом возрасте различными грызунами; 6) несовместимость сорто-подвойных комбинаций и выпад интродуцированных сортов.

В значительной степени снять перечисленные недостатки позволяет разработанный нами метод ускоренного первичного испытания сортов – интродуцентов яблони и груши. Суть метода заключается в том, что для проведения прививки черенков интродуцируемых сортов используются не однолетние сеянцы или клоновые подвои, а плодоносящие дикорастущие или малоценные культурные деревья.

Для проведения эксперимента весной 1999 года часть черенков свердловских сортов яблони и груши нами были привиты на скелетные ветви дикорастущих деревьев *Malus orientalis* и *Pyrus caucasica*, произрастающих на территории Гунибской экспериментальной базы Горного ботанического сада (1750 м над ур. м.).

Важным преимуществом такого метода первичного интродукционного испытания сортов при наличии дикорастущих плодовых деревьев является: 1) отсутствие необходимости в дополнительных площадях для создания коллекционного сада, что является очень важным, особенно в местах с дефицитом садопри-

годных земельных участков; 2) взрослые дикорастущие деревья имеют свою экологическую нишу, приспособлены к месту произрастания, имеют мощную, хорошо развитую корневую систему и прочно сформированную крону; 3) устойчивость против неблагоприятных зимних условий и к повреждению зайцами и мышевидными грызунами; 4) раннее вступление сортов в плодоношение; 5) отсутствие особого агротехнического ухода; 6) устойчивость против засухи из-за хорошо развитой корневой системы; 7) быстрое формирование черенковой базы для размножения в питомниках наиболее выдающихся сортов.

Главным условием для успеха метода является обеспечение хорошей приживаемости привитых черенков для быстрого зарастания места прививки.

Было обнаружено, что приживаемость и рост привитых черенков в значительной степени определяет и интенсивность образования каллюса. Оптимальными оказались расстояния между привитыми черенками по кругу – 25–30 мм. При таком расстоянии прижившиеся черенки быстро смыкаются у основания разросшим каллюсом, что способствует также сохранению их от поломок.

Степень зарастания среза и рост привитых черенков зависит также от диаметра среза, количества привитых черенков и от расположения и направления роста веток на дереве. На вертикально направленных ветках рост черенков и зарастание среза происходит более интенсивно. На боковых ветках привитые черенки растут слабо, и срезы зарастают хуже.

Основными признаками для сортов яблони и груши, по которым определяют дальнейшую возможность их изучения в коллекционных посадках, является продуктивность, качество плодов, зимостойкость, засухоустойчивость и устойчивость к основным распространенным в районе вредителям, болезням. Подбор и оценка сортов-интродуцентов необходимо проводить исходя из выше указанных критериев.

Значительные колебания климатических условий в зимний период и в период вегетации требует, чтобы по своей природе интродуцированные сорта яблони и груши были способны выдерживать критические факторы внешней среды, которые могут быть в новых условиях. Если тот или иной сорт ежегодно своевременно завершает все основные жизненные процессы; не подмерзает, не повреждается в период летней засухи, то такой сорт получит распространение в данной местности и послужит основой для генетического улучшения селекционных сортов. У большинства свердловских сортов яблони и груши фенологический спектр полностью укладывается в рамки вегетационного периода условий Гунибского плато. Только у семи сортов (Театральная, Дачная, Рекорд Мичурина, Экранное, Ковровая-1, Анис свердловский, Фермер) из 45 наблюдается повреждение листьев от позднеосенних заморозков. Свердловские сорта яблони и груши лучше адаптировались в условиях Гунибского плато, чем сорта из горно-долинного Дагестана, климатические условия которого, по ключевым параметрам, очевидно, близки к климату свердловской области. Свердловские сорта отличаются более коротким вегетационным периодом, чем местные сорта горно-долинного Дагестана, отбор которых проводился в условиях теплого и сухого климата с более продолжительным вегетационным периодам, чем на Гунибском плато. Поэтому, местные сорта в основном идут в зиму с незавершенной вегетацией, с поврежденными октябрьскими заморозками листьями.

В коллекции первичной интродукции хорошие показатели прироста в среднем за год имели сорта яблони Зимнее зеленое – 500 см, Экранное – 350 см, Подарок осени – 315 см, Сибирка паршеустойчивая и Ковровая-3 по 250 см. Деревья, привитые на скелетообразователи дали первые плоды уже на 3–4 год. Из мелкоплодных сортов наиболее урожайными оказались Малиновка и Сибирка паршеустойчивая – от 100 до 160 плодов на одну привитую скелетную ветвь в год. У более крупноплодных сортов количество плодов на одно дерево составило Настенька – 18 шт., Папироянтарное – 14, Солнедар – 10 шт. Все эти сорта в перспективе могут быть размножены и рекомендованы к внедрению для коллективных и приусадебных участков в высокогорных районах Дагестана.

По времени созревания плодов интродуцированные сорта яблони подразделяются на летние – Исеть белая (с очень крупными белыми плодами), Мечта, Папироянтарное; осенние – Янтарь; осеннее-зимние – Фермер, Марина, Персиянка; зимние – Настенька, Малиновка декоративная.

С годами урожай с деревьев увеличивался, и в 2005 году у сорта Дочь пепинчика сформировалось более 150 плодов, а у сорта Рекорд Мичурина и Горнист – по 100 плодов. Из сортов груши урожайным оказался – Бере желтая: в 2006 г. – 15 кг, а в 2007 г. – до 21 кг.

Из болезней и вредителей наиболее распространенными оказались ржавая пятнистость, парша и щитовка запятовидная. Ржавой пятнистостью повреждаются сорта яблони Мечта и Мечтательница (3,5 балла), Банановое, Дочь пепинчика, Подарок осени и Горнист (3,0 балла). Паршой повреждаются сорта яблони: Подарок осени (2,0 балла), Ласковая (2,0 балла), Щедрая (3,0 б.), Краса Свердловска (4,0 б.) и Сласть алая (2,0 б.). Такие сорта как Солнцедар, Настенька, Рекорд Мичурина, Исеть белая и Свердловчанка были повреждены запятовидной щитовкой (2,5 баллов). На 27 сортах яблони признаков заболеваний и наличие вредителей не было отмечено.

Из вредителей реальную опасность для сортов яблони на Гунибском плато представляет рябинная моль, или «нырок». Этот вредитель, если не вести с ним борьбу, сильно повреждает плоды яблони и делает

их непригодными для потребления. В одном плоде может находиться до 15 гусениц. Поврежденные плоды приобретают горький вкус и теряют товарные качества.

Сорта груши также значительно страдают от ржавой пятнистости, парши и сажистого грибка. Ржавой пятнистостью страдают сорта Свердловчанка (3,0 б.), Заоблачная (2,0 б.), Пермячка (2,5 б.), паршой – Гвидон, Свердловчанка и Заоблачная по 3,0 балла. Средний балл повреждений по семи сортам груши сажистым грибком составил 2,9, с колебаниями от 4,5 балла (Пермячка) до 2,0 балла (Свердловчанка, Бере желтая и Гвидон).

Таким образом, предварительные результаты интродукции методом прививки черенков на плодоносящие плодовые деревья на Гунибском плато показывают возможность ускоренной оценки перспективных для горных районов Дагестана сортов яблони и груши. При этом определяющим фактором успеха интродукции является зимостойкость сортов и их устойчивость против вредителей и болезней.

По скороплодности, высоким вкусовым и товарным качествам плодов и устойчивости в коллекции выделились сорта яблони Фермер, Марина, Мечта, Солнцедар, Исеть белая, Папироянтарное, Тиролька уральская, Настенька. По декоративным признакам отличились сорта яблони – Малиновка декоративная, Сибирка паршеустойчивая и Газонная зонтичная, из сортов груши – Бере желтая и Пингвин. Все эти сорта могут быть рекомендованы для пополнения существующего сортимента яблони и груши в высокогорных районах Дагестана.

Благодаря применению нового метода первичного испытания на скелетообразователях в течение 4-х лет прошли интродукционное испытание 45 сортов яблони и 15 сорта груши. Внедрение сортов уральско-сибирского происхождения позволит в условиях Горного Дагестана поднять уровень высотного садоводства.

СОЗДАНИЕ АРЕАЛОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

Дзюбенко Н.И., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г., Дзюбенко Е.А., Малышев Л.Л.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Культурные растения и их дикие родичи являются важнейшими составными частями генетических ресурсов растений (ГРР) и подлежат первоочередному сохранению для обеспечения продовольственной безопасности и экономического процветания различных стран. Успешная мобилизация, устойчивое использование и сохранение этой группы растений, необходимые для развития селекции в настоящем и будущем, невозможны без тщательного и всестороннего изучения, в первую очередь – таксономических и географических особенностей отдельных видов растений, входящих в состав ГРР. В пределах своих ареалов, в разных географических зонах и экологических условиях популяции культурных и диких видов содержат все генетическое многообразие. Растения, приуроченные к определённым условиям произрастания в пределах ареала вида, могут служить источниками полезных качеств культурных растений, в первую очередь – устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Сопряжённый анализ распространения культур, диких родичей культурных растений, сорных растений, а также – вредителей и болезней, позволяет выявлять места локализации форм, устойчивых к патогенам и неблагоприятным факторам среды.

Для изучения культурных растений, произрастающих на территории России и сопредельных стран, а также их диких родичей, основных болезней и вредителей, создаётся электронный «Атлас Экономически Значимых Растений и Вредных Объектов России и Сопредельных Государств» (www.agroatlas.spb.ru). Создание Атласа – сложная комплексная работа, в которой принимают участие специалисты разного профиля из нескольких научных учреждений России. Работа поддержана представителями USDA и осуществляется при финансовой поддержке МНТЦ.

Ключевыми объектами «Атласа» являются культурные растения и их дикие родичи. Во ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР) накоплен огромный фактический материал по распространению этих растений на территории бывшего СССР: специальные справочные издания, архивы экспедиций ВИР разных лет, живая коллекция культурных и диких видов, сохраняемая в Национальном Генбанке России, а также – гербарий культурных растений, их диких родичей и сорных растений (WIR). Именно эти источники информации, а также – флористические списки региональных «Флор», «Определители», региональные, специальные (ВИР, WIR) и Национальный (БИН РАН, LE) гербарии, монографии и публикации по отдельным таксонам, опубликованные карты ареалов и другие литературные данные послужили материалом для построения ареалов видов культурных растений и их диких родичей.

Список видов культурных растений (всего 100 видов), для которых строятся карты ареалов, составлен по материалам периодического ежегодного издания «Каталоги сортов России», виды Диких Родичей Культурных Растений (ДРКР), включённые в «Атлас…» (всего 541 вид), были отобраны из «Списка ДРКР России», созданного сотрудниками отдела агроботаники и сохранения *in situ* генресурсов растений ВИР (Каталог…, 2005). «Список ДРКР…» представляет собой базу данных (БД) и хранит информацию о 1610 видах, что составляет около 14% от общего числа российской флоры, разнообразие которой оценивают (Гельтман и др., 1998) в 11911 видов, подвидов и гибридов. Она содержит номенклатурные данные (латинские и русские названия таксонов, в том числе номенклатурные синонимы) и общую характеристику видов.

Карты, составляющие «Атлас…», строятся с помощью геоинформационных технологий. При построении карт и анализе ареалов авторы руководствуются географо-морфологическим эколого-географическим методами – в качестве основных, а также рядом вспомогательных методов.

По каждому объекту в «Атласе…» представлены следующие материалы: *слои карт ареалов, метаданные, описание методики* составления карты со ссылками на первичные материалы – использованные источники информации, *краткое описание объектов*, а также – *изображения растений*.

Слои карт: *векторные и растровые*. *Векторные карты* предоставляются в обменном формате Mapinfo (MIF/MID). Основные виды векторных слоёв – полигонный и точечный, возможен вариант линейного показа (полилиния) для вспомогательных слоёв. Датум – WGS84. Масштаб 1: 20 000 000. К каждому слою прилагаются метаданные. *Растровые карты* – формат данных – Idrisi32 для Windows – 9x/NT/2 000/XP. Датум – WG84. К каждому слою прилагаются метаданные. На геопривязанные растры накладываются векторные слои границ и побережий. Сохранённые в формате .gif или .jpg композиции документируют точность геопривязки.

Метаданные включают: название карты; имя специалиста по объекту – автора карты; имя ГИС-специалиста; дату создания карты; масштабы; точность карты (единицы измерения, например: ячейка растра 10 на 10 км); проекцию с указанием датума и эллипсоида; основное содержание карты, классификатор, точность классификатора; методику составления карты (кратко, ссылка); источники данных (ссылки); права и копирайты; примечания. Для связки текста с материалами источников используются гиперссылки.

*Описание (*дескриптор) включает: правильное название вида – латинское (приоритетное, в соответствии с Международным Кодексом Ботанической Номенклатуры), русское и английское (в английской версии); основные морфологические, географические, экологические и биологические особенности вида, направления использования и хозяйственная ценность.

Работа по созданию «Атласа…» состоит из 2-х этапов: трёхлетнего (2002–2005 годы) и двулетнего (2006–2007 годы). В течение первого этапа было построено 100 ареалов культурных видов и 300 ареалов диких родичей культурных растений. Второй этап предполагает построение 191 вида диких родичей культурных растений и анализ их распространения на территории России и сопредельных государств.

Материалы «Атласа…» сохраняются на CD и представлены в Интернет-версии (www.agroatlas.spb.ru) на русском и английском языках. Готовые карты ареалов видов, представленные в «Атласе…», являются бесценным материалом для анализа основных культур и их ближайших родичей, произрастающих на территории России и сопредельных государств. Карты могут быть использованы для подбора необходимых для селекции форм, адаптированных к определённым условиям среды, устойчивых к болезням и вредителям, обладающих определёнными хозяйственно-ценными признаками и перспективных для использования в различных регионах страны. На основе полученных карт могут быть проведены различные пространственно-статистические исследования, характеризующие распределение видового разнообразия культурных растений и их родичей по территории России и сопредельных государств. Кроме того, материалы «Атласа…» могут быть использованы в качестве учебного пособия для студентов биологических и географических факультетов ВУЗов.

Работа поддержана представителями Департамента Сельского Хозяйства США (USDA) и осуществляется при финансовой поддержке МНТЦ.

Литература

Атлас Экономически Значимых Растений и Вредных Объектов России и Сопредельных Государств. www.agroatlas.spb.ru

Гельтман Д.В., Антонова Н.Н., Бялт В.В. и др. Состав флоры сосудистых растений Российской Федерации // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 1. С. 93–97.

Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 766 / Дикие родичи культурных растений России. Составители: Т.Н. Смекалова, И.Г. Чухина, С-Петербург, 2005. 53 с.

ТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ СОРТОВ ТРИТИКАЛЕ ВДОЛЬ МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЙ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА

Дибиров М.Д., Анатов Д.М.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Исследование особенностей реализации адаптивного потенциала культурных растений вдоль меняющегося градиента среды имеет важнейшее значение для выявления нормы реакции генотипа на среду и отбора наиболее устойчивых продуктивных линий и сортов и включения их в селекционные программы.

Различия в объеме понятий применительно к искусственному и естественному отборам отражают разную структуру норм реакций культигенов и естественных популяций на факторы окружающей среды. При искусственном отборе (как сознательном, так и бессознательном), растение изолируется от воздействия важных факторов среды, таких как ценотические и эдафические, что приводит к уменьшению общих и специфических норм реакции и резким перепадам в урожайности основных сельхозкультур. Меняющийся комплекс абиотических факторов позволяет выявить нормы реакций линий и сортов зерновых злаков.

Амплитуда изменчивости основных абиотических факторов, наличие естественных географических барьеров, изоляции и пестрота почвенного разнообразия в горных районах Дагестана не имеет экспериментальных аналогов, что является залогом получения принципиально новой информации.

В связи с этим актуальна проблема поиска и испытания сортов зерновых злаков в горных условиях, создание и накопление для этого разнообразного исходного материала с целью выявления и внедрения, перспективных для народного хозяйства сортов.

Тритикале – это синтетическая культура, представляет собой полиплоидный гибрид пшеницы и ржи. Главное преимущество тритикале – высокая потенциальная продуктивность и способность давать высокие урожаи в таких почвенно-климатических условиях, в которых пшеница малопродуктивна.

Первое сообщение о спонтанном возникновении частично фертильного гибрида (амфиплоида), появилось 116 лет назад. Немецкий ученый Римпау (Rimpau) в 1891 году описал 12 растений, которые выросли из гибридных семян, полученных от скрещиваний мягкой пшеницы (2n = 42) с культурной рожью (2n = 14).

Одним из первых сообщений о комплексном исследовании размножения, цитологических и физиологических свойств тритикале была работа известного шведского ученого, генетика и селекционера А. Мюнтцинга (Müntzing, 1939). Интенсивная программа по созданию октоплоидных форм тритикале начата им в 1934 году. Используя амфиплоид, возникший в потомстве от скрещивания гексаплоидной пшеницы с рожью, изучал обнаруживающеюся в потомстве значительную изменчивость в отношении фертильности, мейотической стабильности и качества семян. Наблюдения привели его к выводу, что вследствие такой изменчивости, выведение новых сортов тритикале возможно при помощи обычных методов селекции.

В начальный период селекции тритикале основное внимание уделялось октоплоидным формам, впоследствии ученые в различных странах мира пришли к одному и тому же заключению, что в отношении зерновой продуктивности гексаплоиды потенциально более эффективны, чем октоплоиды (Писарев, Жилкина, 1963; Махалин, 1963; Шулындин, 1964; Kiss, 1966).

Мейотическая стабильность и фертильность 42-х хромосомных гексаплоидных форм имела лучшие данные, чем у 56-хромосомных октоплоидов (Krolow, 1966). В наши дни большинство программ селекции тритикале во всем мире сконцентрированы на гексаплоидных формах.

Цели и задачи селекции сортов тритикале в ближайшем будущем сводятся к дальнейшему улучшению их урожайности и цитогенетической стабильности при сохранении нынешнего преимущества над другими хлебными злаками в отношении устойчивости к условиям среды и питательной ценности.

На Дагестанской опытной станции ВИР проводятся исследования по сбору, изучению, сохранению мировой коллекции и созданию новых форм и сортов тритикале, начиная с 70-х годов (Дорофеев, Куркиев, 1975; Куркиев, Абдуллаева, 1983; Куркиев, 2000).

В течение девяти лет (1997–2005 гг.) в Горном ботаническом саду проводились сравнительные интродукционные испытания 171 сортов тритикале (яровых и озимых) отечественной и зарубежной селекции в меняющейся среде вдоль высотного экоклина 100 м над уровнем моря (г. Махачкала, 1100 м (Цудахарская экспериментальная база), Горного ботанического сада), 1650 м (Гунибская экспериментальная база) и 1950 м (там же), отражающие экологические условия равнинного, горно-долинного, средне- и высокогорного поясов и моделирующие селекционную систему Борлауга. Одни и те же сорта испытали по признакам устойчивости и продуктивности на всех четырех уровнях высотного градиента. Материалом для изучения служили образцы семян сортов тритикале, полученные из коллекции Дагестанской опытной станции Всероссийского института растениеводства. В качестве наиболее выразительных признаков норм реагирования рассматривались: число

и вес колосьев в снопе, число и масса зерна с колоса, масса зерна с делянки (0,4 м^2), высота растений, даты наступления фенофаз, полегаемость, поражаемость бурой ржавчиной.

Анализ структуры изменчивости изучаемых признаков проводился с применением двух моделей дисперсионного анализа: двухфакторной модели и модели с учетом линейной регрессии.

В таблице приведены итоговые результаты, отражающие вклад межгрупповых компонент дисперсии комплекса факторов высотного градиента А и внутригрупповых В (сорта) и их взаимодействия АВ в общую вариабельность признаков.

Результаты дисперсионного анализа признаков продуктивности тритикале

Признаки	Факторы						
	Высота над ур. моря А			Сорта В		Взаимодействие АВ	
	F	h^2%	r^2%	F	h^2%	F	h^2%
1. Высота стебля	–	–	–	–	–	5,0	27,8
2. Вес побега	39,5	41,1	33,7	3,9	0,1	3,8	12,8
3. Длина колоса	43,5	41,1	30,3	6,6	3,3	4,3	13,7
4. Число колосков	41,9	33,3	24,0	19,7	17,9	4,7	13,1
5. Вес колоса	10,4	41,3	34,4	-	-	3,8	12,9
6. Число семян в колосе	36,2	34,8	27,3	6,8	2,7	5,0	17,9
7. Вес семян с колоса	68,5	53,0	46,0	8,8	5,5	3,7	8,8

Как видно из таблицы, условия выращивания оказывают существенное влияние на все учтенные признаки, кроме высоты стебля. Вклад относительной компоненты дисперсии в общую (сила влияния фактора h^2%) максимален для признаков: вес семян с колоса, длина колоса, вес колоса и минимален для признака число колосков. По итогам двухфакторного дисперсионного анализа можно заключить, что основное влияние на высоту стебля приходится на взаимодействие двух факторов: высота над уровнем моря и сорт. О линейной связи проверяется с помощью коэффициента детерминации – r^2% . В нашем случае 33,7% из 41,1% связаны с линейной моделью воздействия именно комплекса факторов высотного градиента.

Результаты наших исследований показали, что длина вегетационного периода увеличивается по мере набора высоты над уровнем моря, местонахождения опытного участка вдоль высотного экоклина. На участке 100 м над уровнем моря все сортообразцы тритикале прошли полный цикл развития, и длина вегетационного периода составляла 76–96 дней. На участке, расположенном на высоте 1850 м, вегетационный период растянут и составляет 106–142 дней. Период «всхожесть-колошение» составляет 44–54 дней в пос. Ленинкент и 50–60 дней на Гунибском плато. Продолжительность периода «колошение-созревание» возрастает от 30–37 дней в пос. Ленинкент до 55–85 дней на Гунибском плато. По итогам анализа компонент дисперсии, для большинства сортов тритикале на продолжительность периода «всхожесть-колошение» оказывают межсортовые различия (50,6%). Высотный градиент оказывает значительное влияние на продолжительность периода «колошение-созревание» (88,2%) и на общую длину вегетационного периода (88,7%). Если на ранних этапах онтогенеза основные межгрупповые различия связаны с сортовыми особенностями, то на более поздних этапах основное влияние на формирование компонентов продуктивности вносят условия выращивания, связанные с высотным градиентом.

В результате наших исследований выявлено, что большинство испытанных сортов тритикале значительно превосходят по продуктивности зерна с единицы площади районированные сорта пшеницы (Безостая 1, Херсонская 86) и ржи (Харьковская 55). Испытанные озимые сорта имеют крупный колос с 28–33 колосками, отличаются высоким стеблестоем, обладают комплексным иммунитетом к мучнистой росе, слабо поражаются желтой и бурой ржавчиной. По продуктивности зерна превосходят яровых тритикале и пшеницу – сорт Безостая 1.

В горных условиях максимальной продуктивностью зерна выделялся сорт ПРАГ – 3 (430 г/м^2 против 260 г/м^2 у пшеницы Безостая 1) и линии ПРАГ-451, ПРАГ-460 и ТГИ-32 селекции Дагестанской опытной станции ВИР; сорта Никон 6 и Гермес из Московской области; образцы LT-463/72 из Польши; Boreas и Angus из Германии.

Таким образом, в результате наших исследований выделены экологически пластичные сортообразцы, которые показывают высокую продуктивность в условиях высокогорий и на низменности. Это LT-463/72 (Польша), ПРАГ-415, ПРАГ-468, ПРАГ-470, ПРАГ-471, ПРАГ-478, ПРАГ-483, ПРАГ-490 (ДОС ВИР).

Выделенные нами лучшие по продуктивности и устойчивости в экологически контрастных горных условиях образцы тритикале, представляют интерес в качестве исходного материала для ускорения селекционных работ и микрорайонирования сортов в горных условиях.

Литература

Дорофеев В.Ф., Куркиев У.К. Мировая коллекция тритикале и использование их в селекции // Материалы международного симпозиума «Тритикале, изучение и селекция». Л., 1975. С. 12–25.

Куркиев У.К., Абдуллаева А.К. Направление научного поиска в селекции тритикале // Получение тетраплоидных форм // Селекция и семеноводство. № 15. 1983. С. 17–19.

Куркиев У.К. Актуальные проблемы селекции тритикале и создание нового исходного материала // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб, ВИР, 2000, Т. 158. С. 44–58.

Махалин М.А. Пшенично-ржанные амфиплоиды и повышение их продуктивности // Сб. «Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды». Изд-во АН СССР, М., 1963. С. 139–150.

//Писарев В.Е., Жилкина М.Д. Использование полиплоидии в перестройке геномного состава мягкой пшеницы // Селекция и семеноводство. № 4. 1963. С. 52–57.

Шулындин А.Ф. Использование отдаленной гибридизации и полиплоидии в селекции зерновых злаковых культур // Труды симпозиума по отдаленной гибридизации растений. София. 1964. С. 85–99.

Kiss A. Neue Richtung in der *Triticale*-zuchtung. Z. F. Planzenzuchtung. 1996, V. 5. № 4. S. 309–329.

Krolow K.D. Aneuploidie und Fertilitat bei ampludiploiden Weisen-Roggen-Bastarden (*Triticale*) III. Aneuploidie, Fertilitat und Halmlangunguntersuchungen an hexaploiden *Triticale* – Stammen. Z. F. Planzenzuchtung. Bd. 55, 2., 1966. S. 05–138.

Müntzing A. Studies on the properties and the ways of production of rye wheat amphidiploides. Hereditas. 1939. V. 25. P. 387–430.

Rimpau W. Landwirtsch. Jahrbüch. 1891. H. 20. S. 335–371.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУЦИРУЕМЫХ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА В УСЛОВИЯХ ХОРЕЗМСКОГО ОАЗИСА

Жуманиязов А., Раззаков К.

Хива, Республика Узбекистан Хорезмская академия Мамуна

Хлопчатник является важной технической культурой, возделываемой в нашем регионе, где орошаемые почвы сильно засолены, подвержены дефляции, сильна тенденция к опустыниванию.

Хорезмский оазис относится к северной подзоне пустынной зоны. Климат его характеризуется резкой континентальностью, с большой амплитудой колебания температур на протяжении суток и сезонов, а также сухостью воздуха. Орошаемые почвы оазиса ограничены и в различной степени засолены. Вследствие этого для возделывания хлопчатника требуются огромные затраты труда и большие расходы. Все это требует внедрения в производство раннеспелых высокоурожайных сортов хлопчатника с качественным волокном, устойчивых к почвенно-климатическим условиям Хорезмского оазиса.

В этой связи на экспериментальной базе Хорезмской академии Маъмуна были испытаны 20 сортов и 8 линий хлопчатника, в том числе 12 сортов и одна линия, созданные в Институте генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз (ИГиЭБР – АН-16, АН-60, АН-513, АН-514, АН-516ДБ, Орзу, Турткуль-30, Илгар, УзФА-730, Багдад, Навбахор-2, Мехнат, Л-7), 4 сорта, созданные в Институте селекции и семеноводства хлопчатника (УзНИИССХ – Турон, С-2610, С-7512, Навбахор), 7 линий Ташкентского государственного аграрного университета (ТашГАУ – ЛГЦ-01, ЛЦГ-02, Л-92, Л-1451, Т-1, Т-2, Т-3), 3 сорта и одна линия Хорезмского филиала Узбекского научно-исследовательского института хлопководства (УзНИИХ – 152^{K}, Парвоз, Хорезм-150, стандарт Хорезм-127).

Наши исследования по изучению роста, развития и урожайности разных сортов и линий хлопчатника проведены согласно «Методике полевых и вегетационных опытов с хлопчатником в условиях орошения» (1969), разработанной в СоюзНИХИ. Полученные данные обрабатывали по Б.А. Доспехову (1985).

Агротехника возделывания хлопчатника в опытах осуществлялась согласно рекомендациям Управления сельского и водного хозяйства области (2000).

Почвы опытных участков слабо засолены, глубина залегания грунтовых вод осенью составляет 2,0–2,2 м, гранулометрический состав среднесуглинистый.

По результатам агрохимического анализа почв в пахотном слое (0–30 см) содержание гумуса составляет 0,88%, общего азота – 0,052%, общего фосфора – 0,142%, подвижного азота – 38 мг/кг, подвижного фосфора – 32 мг/кг, обменного калия – 315 мг/кг.

Одноразовую промывку проводили в конце февраля. После вспашки для сохранения влаги на опытных участках проводили двухразовое боронование. Перед посевом семена хлопчатника протравливали и замачивали в течение суток.

Посев семян изученных сортов и линий хлопчатника проводили сеялкой 28 апреля, а посев семян сортов хлопчатника Хорезмского филиала УзНИИХ засевали вручную 5 мая.

Массовые всходы хлопчатника появились 12–14 мая. 17 мая проводили первую культивацию посевов, 19 мая начали проводить изреживание и прополку посевов, которые были завершены 23 мая (при этом количество растений оставляли из расчета на гектар 80000–100000).

Внекорневую подкормку проводили 27 мая раствором, содержащим 9 кг карбамида, 9 кг аммофоса и 7 кг хлористого калия на гектар, вторую культивацию осуществляли с внесением 200 кг карбамида на гектар.

Для изучения интенсивности роста и развития опытных сортов и линий хлопчатника проводили фенологические наблюдения.

Первое фенологическое наблюдение по учету высоты растений и количества настоящих листьев провели 3 июня. При этом наибольший рост (11,4 см) выявлен у растений сорта Парвоз и линии ЛЦГ-01, Л92 ТашГАУ, наименьший (9,8 см) – у растений линии-1 ТашГАУ и сорта Багдад ИГиЭБР АН РУз. Высота растений других сортов и линий хлопчатника составила 10–11 см. Формирование настоящих листьев у растений сортов Хорезмского филиала УзНИИХ протекало интенсивнее (в среднем 4,0–5) по сравнению с другими сортами и линиями хлопчатника (в среднем 4,0–4,2), кроме сорта Орзу ИГиЭБР АН РУз (в среднем 4,8).

14 июня провели вторую культивацию с глубоким рыхлением почвы, а 26 июня – вторую прополку от сорняков. 28 июня проводили вторую внекорневую подкормку растений раствором, содержащим в 600 литрах воды на один гектар 9 кг карбамида, 9 кг аммофоса и 7 кг хлористого калия.

Фенологическое наблюдение по учету высоты растений, количества настоящих листьев, плодовых ветвей и плодоэлементов проводили 3 июля. Высота растений линии-2 ТашГАУ составляла в среднем 88 см, у сорта АН-514 ИГиЭБР АН РУз в среднем 70,8 см, у сортов Хорезмского филиала УзНИИХ 68–77 см. Высота растений сорта АН-60 ИГиЭБР АН РУз и линии Л-1451 ТашГАУ составляла в среднем 50–51 см. Количество плодовых ветвей у растений сортов хлопчатника Хорезмского филиала УзНИИХ составило 10–15, у остальных сортов линий – 8–12. Генеративное развитие растений сортов хлопчатника Хорезмского филиала УзНИИХ также было интенсивнее (число плодоэлементов 12,2–12,4), чем у остальных сортов и линий (10,2–12,4).

4 июля вносили удобрение из расчета 180 кг чистого азота на гектар. Поливы проводили 9 июля с расходом воды 600–800 $м^3$ на гектар (кроме сортов УзНИИХ), второй раз 19 июля, третий раз 29 июля (то есть у местных сортов на один полив меньше).

Третье фенологическое наблюдение проводили 3 августа для учета высоты растений, количества плодовых ветвей и коробочек. Наиболее высокие растения наблюдались у линии ЛГЦ-01 ТашГАУ (в среднем 106,4 см), линии-1 и линии-2 (в среднем 103,4 см), а низкие растения у сорта Мехнат ИГиЭБР (60,6 см), у остальных сортов и линий высота растений варьировала от 75 до 96 см. Число плодовых ветвей у сортов и линий Хорезмского филиала УзНИИХ $152^к$, Парвоз, Хорезм-150, Хорезм-127 (стандарт), ИГиЭБР Л-7, АН-513, АН-514, АН-516ДВ, УзНИИССХ Турон, С-2610 и С-7512, ТашГАУ ЛЦГ-02, Л-1, Л-2, Л-3 составляло в среднем 14,2–16, у остальных сортов и линий 9,6–13,6. Число коробочек у сорта Хорезм-127 в среднем составляло 13,4, у остальных сортов и линий 10,4–12,8.

Чеканку растений проводили 6 августа. 12–13 августа проводили мотыжение и третью прополку, 14 августа – полив, 20–21 августа проводили химическую обработку посевов препаратом БИ-58 против тли и белокрылки. 23–24 августа провели последний полив хлопчатника из расчета 600–800 $м^3$ воды на гектар.

Четвертое фенологическое наблюдение проводили 3 сентября для учета количества коробочек. У всех сортов хлопчатника Хорезмского филиала УзНИИХ, у сортов Орзу, Илгар, АН-513 и АН-16 ИГиЭБР, у линий ЛЦГ-0.1 и Л-1 ТашГАУ число коробочек было наибольшим (в среднем 20,4–29), у остальных сортов и линий в среднем составило 13–19,6.

Сбор хлопка-сырца проводили у всех изученных сортов и линий хлопчатника 12 октября.

Урожай сортов и линий ИГиЭБР АН РУз в пересчете на гектар составил у АН-513 – 50 ц, Орзу – 49 ц, Турткуль-130 – 48 ц, Л-7 – 47,5 ц, АН-16 – 46 ц, АН-514 – 43 ц, у сортов АН-516ДБ, Навбахор-2, Илгар, АН-60, УФА-730, Багдад – 38–43 ц и Мехнат- 36,7 ц.

Сорта хлопчатника дали на гектар УзНИИССХ С-2610 – 46 ц, Турон – 41,7 ц, Навбахор – 40 ц, С-7512 – 30 центнеров урожая хлопка-сырца.

Урожайность линий хлопчатника ТашГАУ составляла у Л-1 и Л-92 по 41,7 ц, Л-1451 – 36,7, Л-2, Л-3 и ЛЦГ-02 – 33–40 ц, ЛГЦ-01 – 31,7 ц на гектар.

Урожайность сортов хлопчатника Хорезмского филиала УзНИИХ составила у сорта Хорезм-150 – 44 ц, Хорезм-127 (стандарт) – 42 ц, Парвоз – 42 ц, у линии $152^К$ – 35 ц/га.

В конце уборки урожая была определена конечная густота стояния хлопчатника опытных участков. Количество полноценных растений, оставшихся к уборке урожая у сортов Хорезмского филиала УзНИИХ составило у сортов Парвоз – 59000, Хорезм-150 – 61700, Хорезм-127 – 69700, у линии $152^К$ – 60800 на один гектар.

Густота стояния хлопчатника у сортов и линий ИГиЭБР АН РУз составила: Багдад и Л-7 – 68,5–69,6, АН-16, Навбахор-2, АН-513, АН-516ДВ – 71,8–78; Орзу, Турткуль-130, Илгар, АН-60, АН-514 – 82–87,8, УФА-730 и Мехнат – 95,5–97,2 тыс. растений на гектар.

Количество растений линий ТашГАУ было равно у Л-1451 и Л-3 – 60,5–63,3, у ЛЦГ-02, Л-1 и Л-92 - 73,5–78,5, у ЛГЦ-01 – 85,5 тыс./га.

Густота стояния хлопчатника у сортов УзНИИССХ составила: Навбахор – 59,7, у С-7512, С-2601 – 83,7–86,5, у сорта Турон – 95,5 тыс. растений на один гектар.

Таким образом, в результате проведенных опытов установлено, что в почвенно-климатических условиях Хорезмской области у сортов хлопчатника ИГиЭБР АН РУз – АН-513, Орзу, Турткуль-130, АН-16 и сортов Хорезмского филиала УзНИИХ – Парвоз и Хорезм-150 продуктивность выше в среднем на 5–9 центнеров с каждого гектара и эти сорта можно рекомендовать как перспективные для широкого возделывания.

Тонких А.К. с соавторами (2007) показали, что капсулирование семян хлопчатника в экстракте из корней солодки (*Glycyrrhiza glabra* L.) с добавлением извести увеличивает солеустойчивость растений и урожайность. В мелкоделяночных опытах нами выявлено, что растения из семян хлопчатника сорта Хорезм-127 замоченных в экстракте и капсулированных семян с экстрактом из корней солодки опережали в развитии растения контрольного варианта, и выход хлопко-сырца был у них выше в среднем на 20% и 25% соответственно.

Таким образом, экстракт из корней солодки можно использовать для предпосевной обработки семян хлопчатника для повышения солеустойчивости и урожайности растений.

Литература

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., Агропромиздат, 1985. 347 с.

Методика полевых и вегетационных опытов с хлопчатником в условиях орошения. Ташкент, Узбекистан, 1969. 196 с.

Научно-обоснованная система земледелия Хорезмской области Республики Узбекистан. Ургенч. Хорезм, 2000. 312 с. (на узбекском языке).

Тонких А.К., Лукьянова С.В., Альченко В.Ю., Ибрагимов А.А., Сафаров К.С. Экстракт из корня солодки – стимулятор развития растений // Мат. Международ. симп. «Перспективы физико-химической биологии и биотехнологии», Андижан, 2007. С. 64–66.

РОСТ, РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕТРАДИЦИОННЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ

Жуманиязова М.П., Сафарова Н.К., Аннамуратова Д.Р.

Хива, Республика Узбекистан, Хорезмская академия Маъмуна; Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

Значение овощей в питании человека общеизвестно. Разностороннее положительное влияние овощей на организм человека определяет необходимость использования в пищу всего их разнообразия, поскольку каждый вид овощей обладает уникальными, присущими именно ему свойствами. Несмотря на то, что в мире выращиваются около 600 видов овощей, в большинстве стран мира промышленное овощеводство ограничивается максимум 10–15 культурами (Пивоваров и др., 2001).

Стратегия охраны здоровья человека должна заключаться не в лечении, а в профилактике заболеваний, усилении стойкости иммунной системы организма. В современных условиях резкого нарушения экологического равновесия увеличивается количество людей, которые не переносят отдельных компонентов питания, страдают низкой иммунной резистентностью, нарушением обменных процессов. Роль овощей при этом, как основных источников витаминов, ферментов, фитонцидов, флавоноидов, антоцианов, микроэлементов и биологически активных веществ, повышается. Несмотря на важную роль овощей в рационе питания человека в последние годы производство овощей не удовлетворяет возрастающей потребности населения.

Одной из перспективных овощных культур является дайкон, который очень популярен в Японии, где занимает первое место по посевной площади среди овощных культур (Зуев и др., 2005).

Дайкон (*Raphanus raphanistroides* Makino) иначе называют «японской редькой», относится к семейству капустные (*Cruciferae*). Дайкон выделен в Японии из китайской разновидности редьки и в отличие от редьки и редиса обладает более высокими вкусовыми достоинствами. Благодаря высокой урожайности и вкусовым качествам дайкон широко распространяется во многих странах мира. Однако эта культура, к сожалению, у нас еще не получила должной оценки.

В этой связи начиная с 2003 года на экспериментальной базе Хорезмской академии Маъмуна проводятся опыты по изучению биоэкологических особенностей дайкона и разрабатываются агротехнические приемы возделывания этого растения в почвенно-климатических условиях Хорезмского оазиса.

Дайкон – двухлетнее растение: в первый год жизни образует розетку листьев и корнеплод, на второй – стебли, цветки и семена. У однолетних скороспелых форм весь цикл развития заканчивается за один сезон.

Нами изучен двухлетний сорт дайкона «*Куз хадяси*».

Семена высевали в два ряда на грядках шириной 60 см, а между растениями в ряду 18–20 см. В лунку глубиной 3–4 см помещали 2 семени и присыпали рыхлой почвой. Полив проводили через 3 дня после сева. Всходы дайкона появляются на 3–5 день после посева. После образования двух-трех настоящих листьев дайкон прореживали и удаляли сорняки. После этого проводили первую подкормку. Через 20–25 дней после посева с появлением 6–7 настоящих листьев у дайкона закладывается формирование корнеплода. В этот период проводят вторую подкормку органическими удобрениями (раствор куриного помета 1:15 или навоза крупного рогатого скота 1:10). В период формирования корнеплода дайкон наиболее требователен к влаге. Поэтому почва под посевами должна быть постоянно обеспечена достаточной влагой, для чего регулярно проводят полив. После каждого полива регулярно проводят неглубокое рыхление, прополку и грядки засыпают землей.

Вегетационный период дайкона составляет в условиях Хорезма в зависимости от сроков посева 70–90 суток.

Цветущее растение (второй год) достигает 110–140 см, цветоносный стебель сильно разветвленный. Цветки имеют слабо фиолетовую окраску. Плод стручок. Семена дайкона овальной формы, светло коричневые. Масса 1000 семян 10,1–10,8 г. Нами уже четвертый год высеваются семена дайкона, полученные в условиях Хорезмской области.

По многолетним данным урожайность корнеплодов при семенном посеве составляет 42–48 ц/га.

В зависимости от формы длина корнеплода колеблется от 10 до 60 см. Средняя масса корнеплода может достигать в зависимости от сорта и условий выращивания от 0,3 до 2 кг.

Семенная продуктивность дайкона сильно варьировала в зависимости от сроков посадки корнеплодов 20 июля – 18,4 ц/га, 1 августа – 14,1 ц/га, 20 августа – 10,7 ц/га.

Дайкон отзывчив на улучшение условий питания: удобрения и орошение значительно увеличивают продуктивность.

Для получения урожайности в 35–40 ц/га рекомендуется вносить азота 100–120, фосфора 80–100 и калия 40–50 кг/га. При этом азотные удобрения дают в виде двух подкормок – в фазе 2–3 листьев и в начале формирования корнеплода, фосфорные и калийные удобрения – под основную обработку почвы (Жуманиязова, Сафаров, 2007).

Таким образом, дайкон благодаря своему уникальному составу, высокой биологической продуктивности и универсальности использования может занять достойное место в овощеводстве.

Дальнейший рост производства и качества продуктов во многом зависит от возделывания пищевых сортов сои с высоким содержанием белка, масла, витаминов и других полезных веществ и низким содержанием ингибитора трипсина. В сое также много антиканцерогенных веществ. Кроме того, возделывание сои способствует решению трех актуальных проблем сельского хозяйства: обеспечению населения высокобелковыми продуктами питания, созданию полноценной кормовой базы животноводства и восстановлению плодородия почв (Лавриненко и др., 1978; Ярматова, 2005; Аннамуратова, Сафаров, 2007).

В этой связи нами изучены биоэкологические особенности 6 образцов овощной сои, полученных из Всемирного центра овощеводства (АЦИРО, Тайвань). Массовые всходы появились через 8–9 дней после посева. Начало цветения образцов наблюдалось на 44–50 день. Период полного созревания семян варьировал от 120 до 140 дней. Высота растений изученных образцов овощной сои существенно различалась. Высота стеблей образца сои AGS–422 в период созревания составила 200 см, у образцов сои AGS–423, AGS–425 – 85–95 см, у остальных образцов – 150–165 см.

В первый год изучения образцов овощной сои урожайность их не учитывалась, поскольку большую часть зелёных бобов убирали для определения вкусовых и питательных показателей. В результате проведенных опытов выявлена возможность выращивания образцов овощной сои AGS – 378, AGS –383, AGS – 423 и AGS – 425 в почвенно-климатических условиях Хорезмской области.

Образцы сои AGS–422 и AGS–431 оказались неустойчивыми к неблагоприятным факторам среды (высокая температура, инсоляция, недостаток влаги и др.).

Изучение биоэкологических особенностей разных сортов и образцов сои показало возможность успешного возделывания их в почвенно–климатических условиях Хорезмской области в качестве как основной, так и повторной культуры.

Еще одним перспективным овощным растением является бамия.

С целью изучения биологических особенностей растений, их роста и развития в условиях интродукции, был заложен коллекционный участок из 14 образцов бамии, семена которых были получены из коллекции Узбекского научно-исследовательского института растениеводства.

Исследования проводились на экспериментальной базе Хорезмской академии Маъмуна.

Бамия (*Hibiscus esculenthus* L.) – однолетнее растение из семейства мальвовых. Бамию выращивают во всех теплых странах, она происходит из тропической Африки.

Бамия в свежем и сушеном виде идет на изготовление разных блюд, а молодые плоды консервируют. Плоды содержат много белка, и богаты витамином С. Из мясистых чашечек плода готовят желе, варенье, торты и прохладительные напитки. Бамия – ценный диетический продукт. Из зрелых поджаренных семян готовят вкусный напиток – заменитель кофе.

Благодаря содержанию слизистых веществ бамия является ценной для больных язвенной болезнью и страдающих гастритом. Способствует восстановлению сил после тяжелых болезней. Отвар плодов бамии употребляют при простуде, бронхите и кашле.

Корень стержневой, слабоветвистый. Стебель бамии слабо разветвлен и достигает высоты 40–200 см. Листья длинночерешковые, слегка опушенные, зеленой или темно-зеленой окраски. Самые нижние листья цельнокрайние, средние – чаще пятилопастные, а верхушечные – глубоко рассеченные. У отдельных сортов бамии стебель и листья бывают с антоциановыми пятнами.

Цветки бамии крупные, одиночные, расположены в пазухах листьев, желтовато-кремовые. Плод бамии многосемянная коробочка, 5 или 11-гранная. Созревшие плоды коричневые, очень жесткие. При полной спелости коробочка лопается по граням и семена выпадают. Семена округлые, темно-зеленые, гладкие, очень твердые. Бамия – растение самоопыляющееся, крайне редко наблюдается перекрестное опыление.

Бамия влаго- и теплолюбивое растение. Семена прорастают при температуре не ниже 12–15^{0}С. Оптимальная температура прорастания семян 24–30^{0}С, для роста и развития растений – 20–35^{0}С. Бамия наиболее требовательна к влаге в начальные фазы развития. Проростки бамии (первые 2–4 недели) растут медленно, затем интенсивность роста возрастает и за короткий период формируется мощная надземная масса.

Бамия – растение короткого дня. Хорошо цветет и плодоносит при продолжительности дня менее 11 часов. Светолюбива, при недостатке света увеличивается рост растений, а урожайность уменьшается.

Бамия засухоустойчива, но в условиях достаточной влажности почвы развивается нормально. При недостатке влаги растения снижают урожай и качество плодов. В период плодоношения растения должны быть обеспечены достаточной влагой и питательными веществами. Бамия плодоносит непрерывно до поздней осени, пока не погибает от заморозков. Цветение и плодоношение бамии очень растянуты. Вегетационный период бамии доходит до 5 месяцев. Молодые завязи убирают через каждые 2–3 дня (Сафарова, Сафаров, 2001).

Фенологические наблюдения за ростом и развитием изученных образцов бамии показали, что темпы роста и развития их отличаются в ходе вегетации. Размах изменчивости между образцами по периоду всход-цветение составил в условиях Хорезмской области 20–30 дней.

По высоте растений в фазу массового цветения наблюдалось существенное различие: высота растений бамии из Палестины, Индии, Сирии, Турции и Афганистана составила более 1 метра, а у образцов бамии из Пакистана, Бангладеша, Кубы и Ирака – до 70–80 см. Средняя толщина стебля – 1,0–1,2 см, длина главного корня – 35–40 см. В начале сентября у многих образцов бамии образовались по 3–4 коробочек. В начале октября наблюдалось полное созревание семян.

Исследование урожайности семян бамии и зеленой массы показало, что все образцы, за исключением образца бамии из Ямайки имели достаточно высокую биологическую продуктивность. Интенсивное накопление биомассы происходило в начале бутонизации.

Наибольшими показателями семенной продуктивности отличались образцы бамии Индии и Кубы (20–21 ц/га). Вес 1000 семян бамии изученных образцов также варьировал от 53,1 до 67,5 г.

По биохимическому составу семян изученных образцов бамии выявлены существенные различия. Содержание сухого вещества колебалось от 18% до 23%. Содержание белка варьировало от 15,8% до 18,3% на сухое вещество. В семенах бамии содержится от 16,0 до 21,5% масла.

Приоритетными направлениями развития овощеводства являются интродукция и разработка технологии выращивания и семеноводства новых нетрадиционных овощных культур (Зуев, 2005). Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что возделывание бамии, дайкона и сои в условиях нашей республики способствует увеличению производства овощей и расширению их ассортимента.

Литература

Аннамуратова Д.Р., Сафаров К.С. Изучение и подбор сортов сои для возделывания в почвенно-климатических условиях Хорезмского оазиса / Мат. научно-практ. конф. по интродукции растений. Хива, 2007. С. 11–13.

Жуманиязова М.П., Сафаров К.С. К интродукции дайкона – нового овощного растения в Хорезмском оазисе // Мат. научно-практ. конф. по интродукции растений, Хива, 2007. С. 14–16.

Зуев В.И. Семеноводство овощных культур и развитие производства семян в Центральной Азии и Закавказье // Мат. совещания «Увеличение рыночно-ориентированного производства овощей в Центральной Азии и Закавказье». Ташкент, 2005. С. 224–233.

Зуев В.И., Кадырходжаев А.К., Зуева А.А., Акрамов, У.И. Лапасов С. Дайкон – качественно новая овощная культура // Вестник аграрной науки, 2005. № 1 (19). С. 17–20.

Лавриненко Г.Т., Бабич А.А., Губанов П.Е., Кузин В.Ф. Соя. М., Россельхозиздат, 1978. 189 с.

Пивоваров В.Ф., Арамов М.Х., Добруцкая Е.Г., Турдикулов Б.Т. и др. Овощные и бахчевые культуры в Узбекистане. М., 2001. 291 с.

Сафарова Н.К., Сафаров А.К. Особенности роста, развития и продуктивности бамии // Мат. IV Междунар. симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». Т. III. М., РУДН., 2001. С. 308–310.

Ярматова Д. Соя. Ташкент, Узбекистан, 2005. 123 с. (на узб.языке).

ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КУЛЬТУРНОГО ВИДА КАРТОФЕЛЯ *SOLANUM ANDIGENUM* JUZ. ET BUK. ПО ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Киру С.Д.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Южноамериканский культурный вид *Solanum andigenum* Juz. et Buk. – один из наиболее богатых по внутривидовому разнообразию вид картофеля. Он относится к серии *Andigena* Buk., секции *Petota* Dumort (*Tuberarium* Bitt) рода *Solanum* L., семейству *Solanaceae* (Букасов, 1960). Вид объединяет однолетние травянистые растения с прямостоячим стеблем и подземными столонами, на которых, в отличие от других видов, формируются наиболее крупные клубни. Клубни этого вида тысячелетиями используются населением Латинской Америки в пищу. *S. andigenum* – один из самых древних культурных видов рода *Solanum* L. Он вошел в культуру земледелия через два – три тысячелетия после проникновения человека на территорию Нового Света, т. е. примерно 10–12 тысяч лет до нашей эры. Поэтому его считают одним из основных прародителей культурного картофеля, употребляемого сегодня человеком. По мнению Р. Плейстеда (Plaisted, 1977), Х. Росса (1989), Д. Хокса (Hawkes, 1998) и др., ни один из более 250 клубнеобразующих видов рода *Solanum* L. не дал так много для развития культуры картофеля во всем мире, как *S. andigenum*. Это обусловлено тем, что ни один клубнеобразующий вид рода *Solanum* L. не имеет такого широкого полиморфизма различных признаков и такого широкого ареала по территории всей Центральной и Южной Америки, как *S. andigenum* (Лехнович, 1972). Ареал вида занимает территорию всего хребта Андийских гор от севера Аргентины до Колумбии. Его первоначальное окультуривание произошло в условиях высокогорных районов Перу и Боливии, откуда он распространился в другие районы не только этих стран, но и в горные районы Аргентины, Эквадора, Колумбии, Венесуэлы, Мексики и Гватемалы (Букасов, 1968; 1980). В результате широкого распространения и возделывания этого вида в различных экологических условиях, быстрыми темпами развивался его формообразовательный процесс, который обусловил исключительно широкий диапазон морфологического и фенотипического разнообразия.

Согласно системе культурных видов С.М. Букасова и В.С. Лехновича (1971) *Solanum andigenum* включает, кроме типового подвида, ещё 9 подвидов: subsp. *mediamericanum* (Buk.) Lechn., subsp. *colombianum* (Buk.) Lechn., subsp. *ecuatorianum* (Buk.) Lechn., subsp. *rimbachii* (Buk.) Lechn., subsp. *tarmense* (Buk.) Lechn., subsp. *centraliperuvianum* Lechn., subsp. *bolivianum* Lechn., subsp. *argentinicum* Lechn. subsp. *runa* (Buk.) Lechn. Подвиды, в свою очередь, подразделяются на группы разновидностей, которые состоят из разновидностей. Подвиды различаются не столько комплексом морфологических признаков, сколько обладают достаточно жёсткой географической и экологической приуроченностью.

По мнению специалистов, основными причинами широкого полиморфизма у *S. andigenum* являются такие факторы, как влияние различных мутаций, спонтанная гибридизация, гетерозиготность, естественный и искусственный отбор, а также фактора взаимодействия «генотип – среда». Все эти факторы привели к широкому спектру изменчивости данного вида. С.В. Юзепчук (1962) отмечает, что многообразие условий, в которых произрастает *S. andigenum* в пределах его ареала, оказало влияние на дифференциацию морфологических и биологических признаков растений, в том числе – устойчивость к абиотическим факторам среды и патогенам. Это стало также основной причиной обособления его внутривидовых таксонов по различным признакам, в том числе – по фенологическим.

Онтогенез картофеля при его вегетативном размножении состоит из четырех фаз: I – от прорастания до появления всходов (формирование корней и подземной части стеблей); II – от всходов до начала цветения и клубнеобразования (интенсивное развитие корней и рост надземной массы); III – от цветения и клубнеобразования до прекращения роста надземной части (формирование клубней и развитие надземной массы); IV – от прекращения роста надземной части до физиологического старения и отмирания листьев (продолжение накопления массы клубней и постепенное отмирание листьев).

Динамика развития растений различных видов картофеля в значительной степени обусловлена генетически, однако его фенотипическое выражение зависит от воздействия факторов среды. Основными факторами, которые влияют на динамику роста и развития растений являются свет и температура воздуха и почвы. Эти факторы тесно взаимодействуют друг с другом.

Коллекция *S. andigenum* ВИР насчитывает более 2600 образцов и является богатейшим материалом для комплексных исследований. В 1993–2002 гг. под Санкт-Петербургом нами проводилось изучение степени дифференциации подвидов *S. andigenum* по динамике развития в онтогенезе. Всего было изучено 1965 образцов, относящихся ко всем подвидам данного вида.

В результате изучения продолжительности межфазных периодов развития, были установлены различия у представителей разных подвидов по продолжительности основных этапов онтогенеза (табл. 1). Период от посадки до всходов у значительной части образцов составила 25–30 дней. Примерно у одной трети образцов

всходы появляются через 20–24 дней после посадки. Период от всходов до начала клубнеобразования у двух третей образцов составляет от 40 до 50 дней и больше. Такие же закономерности установлены и по продолжительности периода от начала клубнеобразования до прекращения роста надземной части растений. У двух третей образцов этот период продолжается от 40 до 50 дней и больше. Примерно у 70% образцов период от прекращения роста надземной части до физиологической спелости продолжается от 20 до 30 дней.

Таблица 1

Распределение образцов *S. andigenum* по продолжительности этапов онтогенеза

Фазы онтогенеза	Продолжительность(в днях)	Количество образцов (%)
I. От посадки до всходов	15–19 20–24 25–30 >30	9,6 20,1 43,2 27,1
II. От всходов до начала цветения и клубнеобразования	20–30 31–40 41–50 >50	14,2 10,6 57,2 16,0
III. От начала цветения и клубнеобразования до прекращения роста надземной части	31–40 41–45 46–50 > 50	24,0 46,2 19,5 8,3
IV. От прекращения роста надземной части до старения листьев и физиологической спелости клубней	15–19 20–24 25–30 >30	21,5 51,9 16,0 10,6

Средняя продолжительность периода вегетации преобладающего большинства образцов *S. andigenum* колебалась пределах 120–130 дней. При этом абсолютный минимум продолжительности этого периода у отдельных форм составил 90 дней, а абсолютный максимум – 138. Таким образом, установлено, что абсолютное большинство образцов *S. andigenum* по продолжительности периода вегетации относится к среднепоздней и поздней группе. Однако встречаются и среднеспелые образцы (90–100 дней).

Нами были проведены исследования по изучению продолжительности межфазных периодов развития образцов *S. andigenum*, в том числе от всходов до начала клубнеобразования и начала цветения. В результате было установлено, что все подвиды *S. andigenum* значительно дифференцированы по продолжительности изучаемых фенофаз и между сроками начала цветения и начала клубнеобразования существует значительная разница. Так, у 51,3% изученного материала клубнеобразование начинается позже цветения, причем эта разница составляет от 6 до 22 дней (табл. 2). Только у одной четверти образцов фазы цветения и клубнеобразования совпадают. Кроме того, выявлено 21,9% образцов, у которых клубнеобразование начинается раньше цветения. При этом образование столонов, которое считается началом клубнеобразования, начинается за 7–13 дней до цветения. Следовательно, факт образования столонов значительно раньше или позже начала цветения указывает на полное отсутствие связи фазы клубнеобразования с процессом цветения.

Таблица 2

Распределение форм *S. andigenum* в группах по срокам начала клубнеобразования и цветения

Группы форм	Число изученных образцов	%	Максимальная разница между началом клубне-образования и цветения (сут.)
1. Клубнеобразование начинается раньше, чем цветение	431	21,9	13
2. Клубнеобразование и цветение начинаются одновременно	527	26,8	0±1
3. Клубнеобразование начинается позже цветения	1009	51,3	22

В результате исследований установлена также определенная дифференциация подвидов *S. andigenum* по продолжительности периода вегетации. Однако следует отметить, что по сравнению с другими биологическими признаками, выраженность этого признака у представителей разных подвидов менее существенна. Как видно из табл. 2, в целом у всех подвидов преобладают позднеспелые формы. Вместе с тем у некоторых подвидов выявлены форм среднеспелого типа созревания.

Динамика цветения всех видов картофеля зависит не только от генетических факторов, но и от влияния среды. Изучение фазы цветения у *S. andigenum* в условиях Санкт-Петербурга позволило установить существенное различие между представителями подвидов по данному признаку.

Установлено, что отдельные представители *S. andigenum* зацветают через 39 дней после всходов, другие – через 80. Наибольшей амплитудой (41 день) по срокам цветения обладает *S. andigenum* subsp. *bolivianum* (табл. 3), наименьшей – *S. andigenum* subsp. *runa* (10 дней). Самое раннее начало цветения установлено для *S. andigenum* subsp. *colombianum* – 37 дней после посадки. Изучение продолжительности периода вегетации форм с поздним цветением показало, что все они обладают позднеспелым типом созревания.

Таблица 3

Начало цветения у подвидов *S. andigenum* (С. -Петербург 1993–2002 гг.)

Подвиды	Число дней от посадки до начала цветения		
	Min.	Max.	Амплитуда
subsp. *mediamericanum*	56	70	14
subsp. *colombianum*	37	75	38
subsp.*ecuatorianum*	48	80	32
subsp. *rimbachii*	54	72	28
subsp. *tarmense*	54	75	22
subsp. *centraliperuvianum*	48	80	32
subsp. *australiperuvianum*	50	84	34
subsp. *bolivianum*	39	80	41
subsp. *argentinicum*	42	72	30
subsp. *runa*	55	65	10

Таким образом, все исследованные в условиях Санкт-Петербурга образцы *S. andigenum* распределились по продолжительности основных этапов онтогенеза на четыре группы. В пределах каждой группы выражен полиморфизм по признаку продолжительности основных фенофаз. Разные подвиды *S. andigenum* в процессе онтогенеза формируют собственный комплекс фенологических признаков. Установлено существенное различие между представителями подвидов по признаку наступления фазы цветения. Наибольшей амплитудой по срокам цветения обладают представители *S. andigenum* subsp. *bolivianum*, наименьшей – *S. andigenum* subsp. *runa*. Установлено также отсутствие связи процесса клубнеобразования с цветением.

Литература

Букасов С.М. К систематике видов картофеля // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Изд. АН СССР. 1960. С. 61–67.

Букасов С.М. Филогения культурных видов картофеля. Брош. инст. генетики и селекции растений Болгарской академии с.-х. наук. София. 1968. С. 19–30.

Букасов С.М. Обзор таксономии видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. // Бюллетень ВИР. Вып. 105. Л., 1980. С. 6–9.

Культурная флора СССР. Т. 9. Картофель // Под ред. С.М. Букасова. М."Колос" 1971. 445 с.

Лехнович В.С. Культурные виды картофеля. Серия *Andigena* Buk. В кн.: «Культурная флора СССР. «Картофель» М.: «Колос». 1971. С. 40–304.

Юзепчук С.В. О принципах систематики культурных растений // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 6. С. 773–785.

Plaisted R.L. Andigena as a source of genetic diversity // Meeting of the Breeding Section of the European Association for Potato Research. Lund (Sweden). 1977 // Potato Research. 1977. V. 20 (3). P. 255.

Hawkes J.G. Origins of cultivated potatoes and species relationships. In: Bradshaw, J.E. G. Mackay (eds) «Potato Genetics». CAB International, Wallingford, UK. 1998. P. 3–42.

АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБРАЗЦОВ КУЛЬТУРНЫХ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ДИКИХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВНИИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА

Крылова Е.А., Овчинникова А.Б., Смекалова Т.Н., Гавриленко Т.А., Новикова Л.Ю.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

В настоящее время существует несколько систем видов картофеля – С.М. Букасова (Букасов, 1936; 1937; 1978), Дж. Хокса (Hawkes, 1990), Д. Корелл (Correll, 1962) и другие. Отечественные монографы, в первую очередь С.В. Юзепчук и С.М. Букасов (Букасов, 1978; Юзепчук и Букасов, 1929), все клубнеобразующие виды картофеля объединяют в секцию *Tuberarium* (Dun.) Buk., в пределах которой

выделяют 25 подсекций. Необходимо отметить, что эти авторы впервые описали разнообразие культурных видов картофеля (Букасов, 1936; 1937; 1978). Материалом для их исследований послужили сборы гербария и клубней, осуществленные во время экспедиций в 20-е годы в страны Центральной и Южной Америки. В группу культурных картофелей С.М. Букасов включает 17 видов (Букасов, 1978).

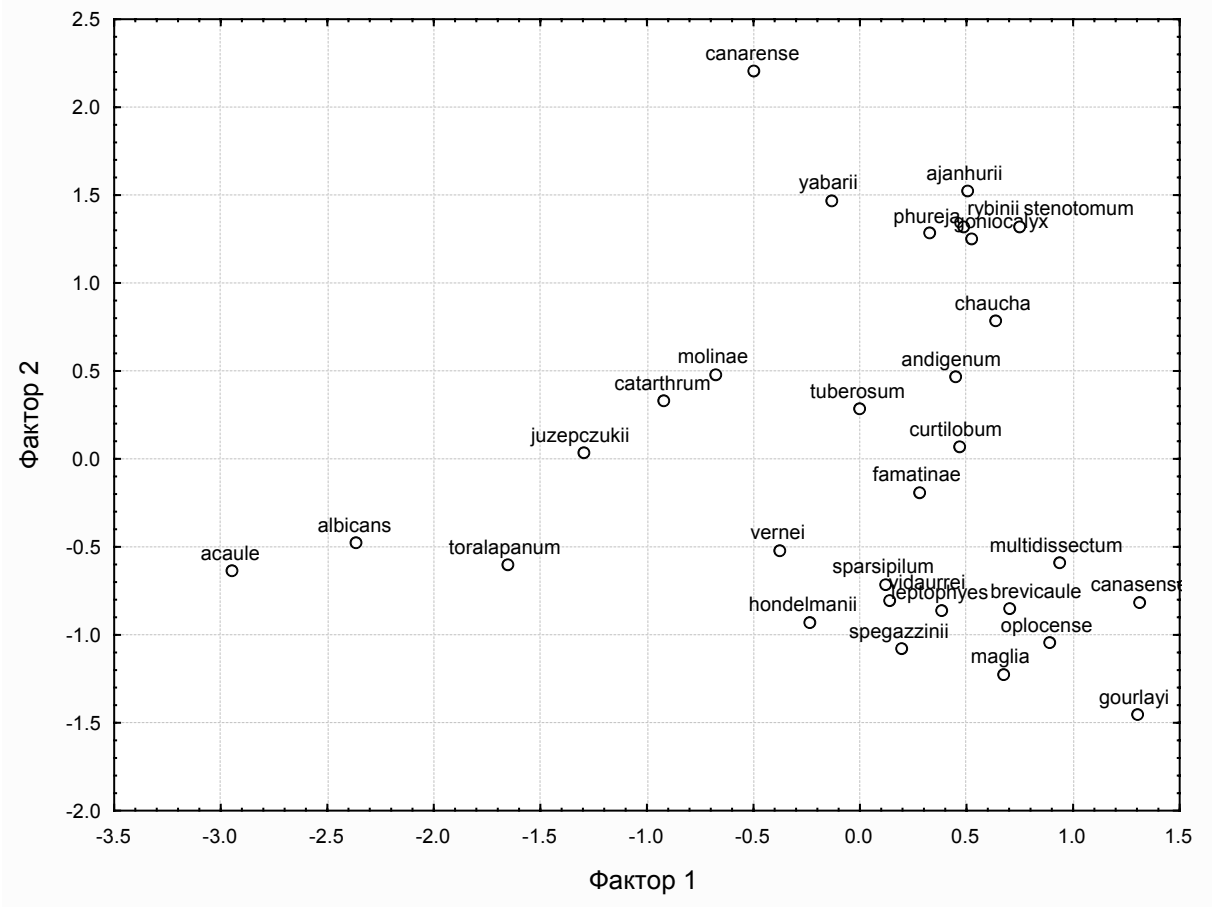
Дж. Хокс (1990) включает все культурные виды в серию *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes, которую он делит на две подсерии: *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (cultivated species) и *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (wild species). Большинство видов этой серии представлено дикими видами (32 вида) и, кроме того, Дж. Хокс включает в эту же серию 7 культурных видов.

Целью данной работы является анализ морфологических признаков образцов культурных и близкородственных диких видов картофеля из коллекции генбанка ВНИИР им. Н.И. Вавилова.

При описании видов С.В. Юзепчук, С.М. Букасов использовали 15–30 признаков. В настоящее время различными исследовательскими группами при проведении фенетического анализа активно используется рекомендация CIP, которой мы и руководствовались в нашей работе (Huaman, Spooner, 2002). Следуя данной рекомендации, в наши исследования были включены 74 признака (20 качественных и 54 количественных). В число признаков входят характеристики габитуса растения, морфологии листа, стебля, соцветия, цветка, ягод, клубня (Huaman, Spooner, 2002).

В изучение вошло 30 видов (по системе С.М. Букасова (1978)): 12 культурных (251 образец) и 18 диких (51 образец). Эксперимент проводился в 2007 г в полевых условиях на базе Пушкинских лабораторий ВИР. Для изучения использовали 3 растения на образец, всего 877 растений. Измерения были сведены в базу данных, включившую вместе со вспомогательными 104 показателя для каждого растения.

Сходство морфологических признаков 30 изученных видов было исследовано методом факторного анализа; исходными данными послужили средние характеристики видов по всем признакам.



Факторный анализ исследованных видов картофеля серии *Tuberosa*.

Результаты факторного анализа (Statistica 6.0 for Windows, Factor Analysis, Principal Components) показали, что для объяснения 70% дисперсии необходимо 9 факторов. Первый фактор вносит 18% дисперсии, он связан с характеристиками габитуса растения и линейными размерами листа. Наиболее значимые признаки: диаметр основания стебля, высота растения, количество стеблей первого порядка, длина листа,

количество промежуточных листочков, ширина терминальной доли на расстоянии 5 мм ниже верхушки, длина черешочка терминального листочка, длина черешочка первой (наиболее дистальной) латеральной доли, ширина первой латеральной доли листа, расстояние от пересечения линии ширины листочка с центральной жилкой листочка до его верхушки.

Второй фактор объясняет 12% дисперсии и характеризует морфологические особенности цветка. Наибольшие факторные нагрузки имеют признаки: количество цветков в соцветии, отношение ширины цветоножки на 2 мм ниже основания чашечки к ширине цветоножки на 2 мм ниже сочленения, индекс симметрии чашечки.

В координатах первых двух факторов выделяется подсекция *Acaule* Buk.: *S. acaule* Bitt., *S. albicans* (Ochoa) Buk., *S. toralapanum* Card. et Hawk. (см. рис.).

Культурные и дикие виды группируются отдельно. При этом, культурный вид *S. juzepczukii* Buk. занимает промежуточное положение между культурными и дикими видами серии *Tuberosa*.

Выделяются 2 группы культурных видов: 1. *S. stenotomum* Juz. et Buk. – *S. goniocalyx* Juz. et Buk. – *S. rybinii* Juz. et Buk. – *S. phureja* Juz. et Buk. – *S. ajnhuiri* Juz. et Buk. и 2. *S. andigenum* Juz. et Buk. – *S. tuberosum* L.

Следует отметить, что система Хокса базируется на широком понимании видов. Хокс включает *S. rybinii*, *S. caniarense* Buk. в состав *S. phureja*. По результатам наших исследований также оказалось, что *S. rybinii* и *S. phureja* близки. Хокс рассматривает *S. yabari* Hawk. и *S. goniocalyx* в составе *S. stenotomum*, что подтвердилось и нашими данными. Результаты наших исследований подтверждают правомерность включения Хоксом *S. andigenum* в состав *S. tuberosum*. Хокс включает *S. molinae* Juz. (дикий вид в системе Букасова (1978)) в состав *S. tuberosum*. Согласно полученным нами результатам *S. molinae* располагается ближе к культурным видам, чем к диким видам серии *Tuberosa* (см. рис. 1).

Таким образом, наши результаты не противоречат укрупнению ряда видов (Hawkes, 1990): *S. rybinii* – *S. phureja*, *S. stenotomum* – *S. goniocalyx*, *S. andigenum* – *S. tuberosum*. Не подтвердилось объединение Хоксом в один вид *S. famatinae* Bitt. et Wittm. с *S. spegazzinii* Bitt. и *S. catarthrum* Juz. с *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk.

Данные исследования проводились при поддержке проекта МНТЦ 3329.

Литература

Букасов С.М. Важнейшие достижения селекции картофеля // Социал. растениев. 1936. № 19. С. 83–85.

Букасов С.М. Селекция картофеля // Теор. основы сел. раст. (под общей редакцией акад. Н.И. Вавилова). 1937. Т. 3. С. 3–75.

Букасов С.М. Принципы систематики картофеля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1978. Т. 62. С. 3–35.

Юзепчук С.В., Букасов С.М. К вопросу о происхождении картофеля // Труды Всес. Съезда по ген., сел. и семен. 1929. Т. 3. С. 593–611.

Correll D.S. The potato its wild relatives. Contributions from the Texas Research Foundation, Botanical Studies. 1962. 606 p.

Hawkes J.G. The potato. Evolution, biodiversity, genetic resources. Belhaven Press. London. 1990. 259 p.

Huaman Z., Spooner D.M. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*) // Amer. J. Bot. 2002. V. 89. P. 947–965.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И РАЗВИТИЯ РОДОВ *LAUROCERASUS* MILL. И *PADUS* MILL. ПОДСЕМЕЙСТВА *PRUNOIDEAE* FOCKE

Немова Е.М.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Палеонтологические материалы, которые могли бы наиболее достоверно свидетельствовать о времени возникновения и дальнейшем развитии косточковых, практически отсутствуют. Из сарматских отложений известен *Prunus luculii* (Причерноморье); *Laurocerasus officinalis* Roem. − из плиоцена Франции, Болгарии и Армении и *Amygdalus communis* L. − из миоцена Чехии (Криштофович, 1957). Отсутствие ископаемых остатков в известной степени объясняется тем, что косточковые относительно редко являются доминантами древостоев. Для большинства видов характерно ассоциирование, поэтому накопление большого количества растительных остатков в отложениях мало вероятно. Подтверждением этого является тот факт, что современные виды, известные в ископаемом состоянии, относятся к эдификаторам.

Несмотря на недостаточное количество палеоматериалов, мы попытались, основываясь на сравнительном изучении современных представителей подсемейства, их ареалов и особенностей экологии, воссоздать историю возникновения и развития Сливовых и в частности лавровишен и черемух.

В целом семейство *Rosaceae*, к которому относится и подсемейство *Prunoideae*, − одно из наиболее древних. Его можно отнести к палеогеновым субтропическим, первичным по формированию. Подсемейство *Prunoideae* выводится рядом авторов (Sterling, 1963; Kalkman, 1965; Еремин, 1985; Тахтаджян, 1987) из *Spiraeoideae*, при этом Г.В. Еремин (1985) указывает, что наиболее близкими к древним формам являются роды *Maddenia* Hook.f. and Thoms., *Oemleria* Rchb., *Pygeum* Bent.et Hook. (рассматривается нами в составе рода *Laurocerasus*), *Prinsepia* Royle. С этим нельзя не согласиться, т.к. данные роды обладают наиболее примитивными признаками.

В настоящее время максимум видового и родового разнообразия косточковых отмечается в Восточной Азии в горно−лесной части Китая, в средней и Передней Азии, в Северной Америке. Т.к. подсемейство чрезвычайно разнообразно и широко распространено в обоих полушариях, можно с уверенностью сказать, что формирование и распространение его представителей шло разными путями.

С этой точки зрения интересен род *Laurocerasus*, в состав которого входят три секции: *Mesopygeum* (Koehne) Kalkm., *Phaeostictae* Koehne и *Lauroserasus* Miq. Лавровишни исключительно вечнозеленые растения, которые произрастают в тропиках Старого и Нового Света, имея максимум видового разнообразия в Малой Азии и Южной Америке. Однако два вида встречаются в Африке, один − в Африке и на Мадагаскаре, один − в Австралии, два − в области Средиземноморья и несколько в Северной Америке (табл.).

Распространение растений рода *Laurocerasus* и *Padus*

Род	Секция	Азия						Европа	Африка	Америка			Малезия	Австралия
		Восточная	Вост. Сибирь	Запад. Сибирь	Центральная	Средняя	Передняя			Северная	Центральная	Южная		
Laurocerasu	*Mesopygeum*	+											+	+
	Phaeostictae	э												
	Lauroserasus	+						+	+	+	+	+	+	+
Padus	*Iteoserasus*									э				
	Calycopadus	+									+	+		
	Padus	+	+	+		+		+		+				

Примечание: э – эндемик региона, + – произрастают в регионе

Обширность ареала свидетельствует о древности этой группы растений и вероятности их возникновения в составе раннетретичной или, даже, позднемеловой флоры влажных тропических лесов Азии. Именно в этот период родоначальные формы близкие к современным лавровишням из секции *Laurocerasus*, зародившись в Восточной Азии, заняли обширные пространства древних континентов. В составе третичных лесов лавровишни проникают через Индию и Малую Азию в Африку, далее, в тропические районы Южной Америки, а через Евразию в тропические области Северной Америки. Присутствие в настоящее время лавровишен на всех материках (за исключением Антарктиды), а также на островах Малезии, на Мадагаскаре, Коморских, Сейшельских, Канарских, Азорских островах и островах Карибского моря, можно объяснить лишь широким распространением этих растений в историческое время в период наличия тесных связей указанных территорий, которые в последствии были прерваны. В Южной Америке, отделившейся от Северной в нижнем палеогене и длительное время − вплоть до плиоцена − находившейся в изоляции, сформировалось множество эндемичных видов лавровишен. В начале века Е. Кёне (Koehne, 1915) даже выделял их в особую секцию *Mesocraspedon* Koehne.

До отделения Евразии от Северной Америки видовой состав лавровишнен единого материка был, вероятно, достаточно богат. По мере вытеснения тропической флоры субтропической наиболее теплолюбивые виды вымирали, другие адаптировались к новым условиям произрастания. Однако в результате значительного похолодания климата в неогене представители рода *Laurocerasus* были оттеснены наступающим ледником в Северной Америке во Флориду и Калифорнию, а в Европе в Средиземноморье и побережье Черного моря, где до нашего времени во влажных субтропиках сохранились лишь отдельные реликтовые виды. В то же время, аридизация климата в Средней и Передней Азии и Северной Африке привели к вымиранию лавровишен почти на всей занимаемой территории.

В субэкваториальной и экваториальной областях Малезии также шел процесс бурного видообразования, в результате чего сформировалось значительное число видов, часть из которых выделилась в секцию *Mesopygeum*. 12 видов этой секции встречаются в Новой Гвинее; Новой Гвинее, Соломоновых островах и архипелаге Бисмарка или в Новой Гвинее и Австралии, т.е. в пределах Саульской платформы. 5 видов произрастают на Зондских островах, Филиппинах, Сулавеси, Калимантане, полуострове Малакка, Индокитае (Зонд-

ская платформа), в пределах юга Восточной Азии, Индии и Цейлоне. Только 2 вида распространены как на островах Саульской, так и на островах Зондской платформы. Напротив, виды секции *Laurocerasus*, за исключением *L. javanica* (Torr. ex Bent.) C.K. Schneid. произрастающего от Индокитая до Новой Гвинеи, распространены в пределах Зондской платформы. Таким образом, более древние лавровишни секции *Laurocerasus* имеют наибольшее видовое разнообразие в Юго-Восточной Азии и островах Зондской платформы. Именно эти области и являются местом возникновения первых представителей подсемейства косточковых.

Уже в начале третичного периода Зондская и Саульская платформы были разделены морским проливом. В условиях изоляции на островах Саульской платформы формируются новые виды, объединяемые сейчас, как было указано выше, в секцию *Mesopygeum*. Взаимопроникновение видов секций *Laurocerasus* и *Mesopygeum* на острова Зондской и Саульской платформ произошло в более позднее время путем заноса. Также, в более позднее время, опосредованно, через небольшие острова Торресова пролива произошло проникновение единственного вида *Laurocerasus turneriana* − причем общего с Новой Гвинеей − в Австралию. Это подтверждается и тем, что К. Калькман относит австралийский вид к группе молодых видов (Kalkman, 1965).

Эндемичные восточно-азиатские виды секции *Phaenostictae*, вероятно, также ведут начало от видов секции *Laurocerasus*, однако убедительных данных на этот счет мы не имеем.

Род *Padus*, имеющий в своем составе в настоящее время как вечнозеленые, так и листопадные виды, распространные в Северном полушарии (см. табл.), подразделяется на три секции*: Iteocerasus* Koehne, *Calycopadus* Koehne и *Padus*. Условия и время формирования видов объединяемых этими секциями достаточно разные. Наиболее древние − черемухи секции *Calycopadus* − происходят от общих с лавровишнями предков. Виды этой секции распространены на юге Восточной Азии, Корее, Японии, во влажных районах Центральной Америки и на Карибском побережье Южной. Это свидетельствует о некогда обширном ареале. Предковые формы *Calycopadus* возникли в недрах тропической флоры начала третичного периода и были распространены и в Евразии и в Северной Америке, где, должно быть, произрастали достаточно длительный промежуток времени в составе тропических лесов. Во всяком случае, в Северной Америке черемухи *Calycopadus* должны были бы существовать вплоть до неогена, т.к. именно в этот период произошло окончательное соединение Северной и Южной Америк, что сделало возможным проникновение чашечковых черемух в Центральную и Южную Америки. Начиная с эоцена, по мере изменения климата и вытеснения тропической флоры субтропической, эти черемухи стали постепенно вымирать как на большей территории Евразии так и в Северной Америке.

Возможен и другой вариант распространения чашечковых черемух в Южной Америке, если предположить, что предковые формы *Calycopadus* были распространены в пантропических областях Восточной Азии, Африки и Южной Америки в начале палеогена. Позднее в Африке эти растения вымерли, сохранившись лишь на юге Восточной Азии и Южной Америке. После поднятия Анд отдельные виды этой секции могли проникнуть в районы Центральной Америки. Для окончательного решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования.

В любом случае, произрастали ли чашечковые черемухи в историческое время в Северной Америке или мигрировали туда в неогене, в верхне−третичном периоде − при смене тропического климата субтропическим − часть видов этой секции эволюционировав дают начало новым более приспособленным к изменившимся условиям видам, которые впоследствии объединяются в эндемичную секцию *Iteocerasus*. Представители этой секции в настоящее время распространены в Мексике, Флориде и восточной части Северной Америки. На происхождение *Iteocerasus* от тропических предков указывает наличие у них некоторых древних признаков, в частности, склонность к неопадению листвы в зимний период. Время формирования видов секции *Iteocerasus* совпадает с концом третичного периода (неоген), т.к. именно в это время в Северной Америке господствуют субтропические леса, а в районах Берингийского сочленения − леса умеренного типа, препятствующие проникновению теплолюбивых субтропических форм в Восточную Азию.

В неогене в районах Восточной Азии, формируется большая часть видов секции *Padus*. Это типично субтропические растения мезофитного облика зародившиеся в недрах тургайской флоры в доледниковое время и распространенные, вероятно, достаточно широко. В результате оледенения ареал черемух секции *Padus* сокращается и, в настоящее время, они сохранились в Восточной и Юго-Восточной Азии. Однако, до оледенения наиболее холодостойкие формы проникают далеко на север и − через Берингийское сочленение − Северную Америку. Из них уже в четвертичном периоде выделяются два бореальных викарирующих вида: североамериканский *Padus virginiana* (L.) Mill. и евроазиатский *Padus avium* Mill. Близкими к родоначальным формам следует считать тропические виды, давшие по мере продвижения на север более молодые −бореальные виды.

Литература

Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Аропром-издат. 1985. 258 с.
Криштофович А.Н. Палеоботаника. М.-Л.: Изд–во АН СССР. 1957. 241 с.
Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л..: Наука. 1987. 439 с.

Kalkman C. The Old World species of *Prunus* subg. *Laurocerasus* // Blumea. Vol. XIII, N1. 1965. P. 1–107.

Koehne E. Zur Kenntnis von Prunus Grex Calycopadus und Grex Gymnopadus Sect. Laurocerasus // Bot. Jahrb. Bt. 52. 1915. S. 279–333.

Sterling C. The affinities of Prinsepia (*Rosaceae*) // Amer. J. Bot. Vol. 50, № 7. 1963. P. 693–699.

СИСТЕМАТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Смекалова Т.Н.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Развитие теоретических и прикладных аспектов работы с генетическими ресурсами растений, в том числе – их всестороннее изучение, сохранение и рациональное использование невозможны без разработки научных основ базовой науки – систематики растений. Систематика культурных растений – специальный, важнейший и интереснейший раздел систематики растений. Он имеет как общетеоретическое значение, служа пониманию путей происхождения, развития и распространения специфических объектов исследования – сложных видовых систем культурных растений и их родичей, так и огромное практическое значение: развивает учение об исходном материале, совершенствует методы селекции и научные основы работы с генетическими коллекциями, развивает, по словам Н.И. Вавилова, «фундамент селекционной работы», даёт прогнозы развития этой работы на будущее. Систематика культурных растений имеет и огромное социальное значение, так как будущее человечества, которое всё сильнее вторгается в биосферу и трансформирует её, в значительной степени зависит от полноты знаний законов эволюции, закономерностей естественного и искусственного отбора.

Становление прикладной ботаники как самостоятельной науки происходило на рубеже XIX-XX веков. А. Декандолль (1882), впервые указавший три первичных центра происхождения культурных растений, отмечал, что «в трёх странах (Китай, Юго-Западная Азия вместе с Египтом и Тропическая Америка) великие цивилизации, основанные на земледелии, возникли независимо…». При этом он подчёркивал, что и в иных районах могли возникать и возникали те или иные культуры. В эти же годы публикуются и другие работы по находкам в различных археологических памятниках остатков растений и их изображений. Огромный вклад в развитие систематики культурных растений внесли сотрудники сотрудники Бюро прикладной ботаники (теперь – ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, ВИР), созданного в 1894 году в С-Петербурге. Один из директоров Бюро, Р.Э. Регель, по праву считается не только создателем коллекции культурных растений и их диких родичей, но и «отцом» отечественной прикладной ботаники. Эта коллекция, насчитывающая сегодня более 300 000 образцов культурных растений и их диких родичей, представляет собой одно из наиболее старых и полных живых коллекций культурной флоры земного шара. Она является ценнейшим фондом источников и доноров различных селекционных признаков сельскохозяйственных культур, на её базе проводятся комплексные таксономические, биохимические, генетические, физиологические, иммунологические и другие исследования, результаты которых, в свою очередь, используются как в практических (создание качественно новых сортов), так и в теоретических целях, в том числе – для разработки современных систем таксонов различного ранга, в первую очередь – внутривидовых систем политипных видов.

Особая заслуга в развитии систематики культурных растений принадлежит Н.И. Вавилову. В его работах «был обоснован *дифференциально-географический метод* изучения расового, сортового, формового разнообразия видов культурных растений» (Камелин, 2005) и сделаны такие важнейшие теоретические обобщения, как концентрация наибольшего разнообразия генов в центрах происхождения культурных растений и происхождение вторичных культурных растений из сорных растений первичных культур, а также предположение о том, что первичными очагами культур были горные районы. Вавиловым формулируется и понятие «*дифференциальная систематика*» (1966). «Селекционер и агроном должен различать не только виды, но и разновидности», – пишет он. – Важными признаками, кроме морфологических, для прикладных ботаников являются также биологические, физиологические, генетические, цитологические, анатомические, иммунологические и другие признаки, дающие «представление о числе существующих наследственных форм». Одновременное применение принципов дифференциальной систематики и дифференциальной географии привело Н.И. Вавилова к пониманию основной биологической и таксономической категории, «*линнеевского вида как определённой, дискретной динамической системы, дифференцированной на географические и экологические типы и состоящей иногда из огромного числа разновидностей*», и убедило его в необходимости использования этих же принципов в качестве основополагающих при дальнейшем развитии коллекции культурных растений и их диких родичей в ВИРе.

Правильно построенная, детально разработанная современная эволюционная система вида культурного растения имеет, в первую очередь, *пояснительную* ценность, объясняя объективные причины общности свойств близких таксонов, причины разрывов, разделяющих их, и иерархию таксономических категорий в пределах вида. «Вся система не что иное, как восстановление родословной», – утверждал В.Л. Комаров (1940). Это утверждение как нельзя более актуально для систематиков культурных растений. Такая система имеет и *прогностическую* ценность, что не менее важно при изучении культурных растений. Используя идею, сформулированную Н.И. Вавиловым в «Законе гомологических рядов в наследственной изменчивости», можно утверждать, что общая генетическая программа, характерная для членов какого-нибудь таксона, с большой вероятностью гарантирует, что все члены этого таксона имеют ряд общих признаков. Как и всякая научная теория, система, к тому же, *провизорна*: с получением новой информации она постоянно подвергается постоянным апробациям и проверкам, и построенные системы либо подтверждаются, либо отвергаются, если они оказываются неудовлетворительными.

Современная отечественная систематика культурных растений, максимально использующая комплекс современных подходов и методов исследований– биохимических, цитогенетических, серологических и др., построена на традиционных принципах «дифференциальной систематики», основанной на понимании вида как системы «географических и экологических типов» и соподчинённых внутривидовых таксонов. Эти принципы являются основополагающими, базовыми в работе с генетическими ресурсами растений. В последние десятилетия, характеризующиеся бурным ростом молекулярно-систематических исследований растений, возникли даже новые научные направления или целые науки – хемо-, цито-, геносистематика (Антонов, 2000). Нередко в публикациях геносистематиков можно отследить мысли о том, что именно изучение материальных носителей генетической информации живых организмов – ДНК, РНК, связанных с ними белков, то есть собственно генотипов, позволяет устанавливать филогенетические связи между таксонами различного ранга. Современные методы, исследующие собственно генотипы, безусловно, являются если не революционными, то позволяющими изучать филогению и системы таксонов различного ранга на качественно новом уровне. Однако, как справедливо отмечает Р.В. Камелин, сегодня геносистематика растений имеет дело именно только с генотипами, а точнее – «с некоторыми их искусно выделяемыми частями», но, безусловно, не с живыми растениями. В.С. Шнеер (2005) отмечает, что «выводы, к которым приходят авторы в результате сравнения фрагментов ДНК, не являются окончательными…, а лишь «филогенетическими гипотезами». Автор пишет далее, что, несмотря на «бурный рост молекулярно-систематических исследований растений», наблюдающийся в последние годы в мире, в нашей стране пока «мало занимаются секвенированием ДНК растений в систематике», что «огорчительно, но не трагично». «А вот если весь этот массив новых, интересных, иногда неожиданных результатов не будет освоен широким кругом наших ботаников», – отмечает далее автор, – это «может привести к отрицательным результатам». С другой стороны, в настоящее время, когда механизмы «молекулярной эволюции» полностью не изучены, при построении естественных филогенетических систем данные молекулярного анализа должны обязательно соотноситься с данными, полученными с использованием комплекса традиционных методов.

Детальная разработка системы, соблюдение правил классификации и номенклатуры гарантирует успешное *сохранение* образцов *ex situ* – в коллекциях, прежде всего – в генбанках. Наиболее оптимальное сохранение образцов в коллекциях – по правильным названиям таксонов, представленных множеством образцов, а не по кодово-цифровой или какой-нибудь другой упрощенной системе.

При создании и развитии *баз данных* по генетическим растительным ресурсам любого типа также необходимо строгое соблюдение номенклатурных правил, так как любая ошибка в написании номенклатурных комбинаций затрудняет или делает невозможным поиск по запросам или другое оперирование сохраняемой в базе информацией. Это оптимальный и единственно возможный путь достижения цели создания единой международной, понятной для всех специалистов – прикладников и употребляемой всеми хранителями коллекций, международной базы генетических ресурсов растений.

Анализ современных, разработанных с применением новых биохимических, молекулярно-биологических и других методов, систем культурных и диких видов, с использованием новых технологий и инструментов (специальные компьютерные программы, геоинформационные технологии, методы экологического анализа, базы данных и др.) позволяют облегчить поиск и оптимизировать подбор привлекаемого в коллекции (прежде всего, в мировую коллекцию ВИР) ценного генофонда культурных растений и их диких родичей. И в данном направлении работы с коллекциями принципы дифференциальной систематики и географии являются базовыми научными принципами. Так, для анализа распространения видов секций *Vertebrata* и *Cylindropyrum* рода *Aegilops* в отделе агроботаники и сохранения in situ генресурсов растений, в рамках реализации проекта «Создание электронного атласа ареалов культурных растений, их диких родичей, сорных растений, вредителей и болезней», поддержанного фондом МНТЦ, по материалам гербарной (WIR) и семенной (VIR) коллекций генбанка ВИР и по литературным данным были построены и проанализированы карты ареалов видов и, впервые, карты внутривидовых таксонов политипных

видов обеих секций рода, на базе предварительно разработанных детальных систем обеих секций (Антонов, 2004; 2005; 2006). Результаты географического анализа показали, что максимальное число видов данных секций сосредоточено в центральной и восточной частях ареала рода, а именно – в Закавказье, в Юго-Западной Азии и Средней Азии. В Закавказье произрастает максимальное разнообразие подвидов, разновидностей и форм, описанных у видов *A. tauschii* и *A. cylindrica*. Это достоверно свидетельствует о том, что в Закавказье находится центр их формообразования. Вероятно, в Средней Азии находится вторичный центр формообразования данных видов, а для *A. tauschii* он захватывает ещё и север Афганистана. По результатам сопряженного таксономического и географического анализов *A. tauschii* и *A. cylindrica,* те внутривидовые таксоны этих видов, для которых характерны более продвинутые признаки, располагаются по периметру Закавказской части ареала вида, а те, которые обладают комплексом более примитивных признаков, располагаются в центральной части Закавказской части ареала. Таким образом, территория Закавказья является не только центром разнообразия для этих видов, но и центром их происхождения. Юго-западно-азиатский эндемик *A. vavilovii* имеет небольшой по площади ареал, располагающийся в прилежащей к Средиземному морю части Юго-Западной Азии (Иордания, Сирия). Учитывая комплекс характерных для него морфологических признаков и уровень плоидности *A. vavilovii,* можно предположить, что это достаточно молодой вид, не дифференцированный на внутривидовые таксоны. Внутривидовое разнообразие *A. ventricosa* сосредоточено в Средиземноморской части северной Африки (Алжир, Ливия), откуда, вероятно, и происходит данный вид. Максимальное внутривидовое разнообразие *A. crassa* сосредоточено в Средней Азии, на севере Афганистана и Сирии, а *A. trivialis* – только в Средней Азии (Узбекистан). Анализ распространения внутривидовых таксонов, для которых характерен определённый комплекс хозяйственно-ценных признаков, позволяет структурировать коллекцию, корректировать информацию, включаемую в базы данных, и целенаправленно вести отбор исходного материала для решения конкретных генетических и селекционных исследований.

Разработка отечественной стратегии и реализация конкретных мероприятий по сохранению генресурсов растений in situ, проводимой во ВНИИР им. Н.И. Вавилова, также возможны лишь на базе основных принципов дифференциальной систематики и географии. В частности, пять видов рода *Aegilops* из секций *Vertebrata* и *Cylindropyrum*, *A. cylindrica, A. tauschii, A. crassa*, *A. trivialis*, *A. juvenalis*, обладающие геномом D, являются экономически первостепенно важными и приоритетными к сохранению *in situ* на территории России и сопредельных стран. Реальный путь сохранения генофонда таких видов – сохранение их на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), в первую очередь – в заповедниках с жестким режимом охраны. При совмещении карт их ареалов и территорий заповедников оказалось, что только часть ареала *A. cylindrica* попадает на территории заповедников России, в границах ареала *A. tauschii* нет ни одного ООПТ, остальные виды на территории России не обнаружены. Для сохранения генофонда *A. tauschii* предлагается организация специальных микрорезерватов в пределах ареала вида, в первую очередь – тех внутривидовых таксонов, для которых отмечены устойчивость к болезням, вредителям, неблагоприятным факторам среды и наличие полезных хозяйственноценных признаков. Для *A. cylindrica* предлагается расширение границ территорий ООПТ России, где генофонд вида уже частично сохраняется или где оба указанных вида распространены в непосредственной близости к границам ООПТ.

Таким образом, необходимость расширения возможностей использования исходного материала в будущих селекционных программах, возрастание роли научных прогнозов последствий воздействия человека на природу, необходимость разработки системы природоохранных мероприятий, рационального использования природных растительных ресурсов и обеспечения продовольственной безопасности людей означает необходимость дальнейшего развития систематики культурных растений на новом, современном уровне, с использованием новейших достижений различных отраслей биологических наук.

Литература

Антонов Д.Г. Систематико-географическое разнообразие видов секций *Vertebrata* (Zhuk.) и *Cylindropyrum* (Jaub.& Spach) Zhuk. рода *Aegilops* L. // Материалы конференции–школы молодых учёных и аспирантов Северо-Западного научно-методического центра Россельхозакадемии «Формирование конкурентоспособности молодых учёных», СПб-Пушкин, 26 октября 2005 г. СПб.; Пушкин, 2006. С. 15.

Антонов Д.Г. Географическая характеристика секций *Vertebrata* (Zhuk.) и *Cylindropyrum* (Jaub.& Spach) Zhuk. рода *Aegilops* L. // I(IX) Межд. конф. молод. бот. в СПБ. СПБ, 2006. С. 43.

Антонов Д.Г. D-геномные виды рода *Aegilops* L., приоритетные к сохранению *in situ* на территории России и сопредельных государств // Мат. I Межд. научн. конф. «Генетические ресурсы биоразнообразия». 27–28 июня 2006 г. Баку, Азербайджан, 2006. С. 50–51.

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений» // Тр.по прикл.бот., ген.и сел. 1926. Т. 16. Вып. 2.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр.по прикл.бот., ген.и сел, 1931. Т. 26. № 3. С. 109–134.

Вавилов Н.И. Новая систематика культурных растений // Избр. Труды. Т. 1–5. М., Л. Изд-во «Наука», 1962. Т. 3. С. 492–502.

Камелин Р.В. Великая селекция зари человечества. Изд-во «Азбука», Барнаул, 2005. 128 с.

Комаров В.Л. Происхождение культурных растений. М., Л. Изд-во АН СССР. 1938. 240 с.

Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. 1. Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 3–18.

De Candolle A. Origine des Plantes Cultivees. Paris: Germer Bailiere. 1882. P. 7–13.

ДИКОРАСТУЩИЕ ВИДЫ СМОРОДИНЫ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

Тихонова О.А., Смекалова Т.Н.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Представители семейства *Grossulariaceae*, состоящего из 200 видов, объединённых в 2 рода, распространены в областях умеренного климата северного полушария и в горах Центральной и Южной Америки. На территории России и сопредельных стран (в границах бывшего СССР) произрастает 45 видов смородины (Черепанов, 1995), на территории России – 34 (Каталог…, 2005). Значительная их часть относится к числу культурных растений и активно используется человеком в качестве пищевых ягодных культур (Каталог…, 2005). Другие виды – дикие родичи культурных растений, обладающие такими важными признаками, как устойчивость к болезням и вредителям, высокая адаптивная способность к неблагоприятным условиям среды и другие. Такие виды важны для использования в селекционных программах и нуждаются в тщательном изучении и сохранении в составе природных растительных сообществ (*in situ*) на территории нашей страны.

Одним из основных садовых ягодных растений, особенно – в северных районах страны, является смородина чёрная – *Ribes nigrum* L (Бочкарникова, 1973; Вехов, 1978 и др.). Ягоды её содержат до 13% сахаров, до 4,5% кислот, эфирное масло, витамины С (до 400 мг%), В, Р, каротин, пектины, дубильные вещества, катехины, антоцианы, органические вещества и минеральные соли. Из-за высокого содержания витамина С ягоды являются диетическими. В листьях также содержится витамин С (до 250 мг%) и эфирное масло, они используются для целей медицины и как пряность при засолке овощей. В культуру чёрная смородина введена в средние века, в разных районах своего распространения. При этом первые упоминания о культивировании на территории России относятся к X1 веку, в Европе – к XVII веку. Интересно, что первоначально растение использовалось в качестве лекарственного, позже – как ягодное. На территории России культивируется в настоящее время больше всего в центральных областях Европейской части, на Урале, в Поволжье, а с 80-х годов XX века – на Дальнем Востоке (Бочкарникова, 1973). При выведении многих отечественных сортов использовались другие виды смородины – *R. dikusha* Fisch.ex Turcz, *R. procumbens* Pall. и др. Такие виды, наряду с редкими, исчезающими и эндемитчными, являются приоритетными к сохранению *in situ* на территории страны (Каталог…, 2005).

Широко распространена в культуре на территории России смородина красная – *R. rubrum* L., причём на территории России она культивируется практически в тех же областях, что и чёрная смородина. Большинство культурных сортов красной смородины являются, вероятно, гибридами *R. vulgare* Lam. × *R. petraeum* Wulf, однако в разных регионах России в культуру введены разные виды смородины с красными плодами. Первые сведения о культуре красной смородины в России и в Западной Европе относятся к XV веку. Современные отечественные сорта красной смородины отличаются от сортов чёрной смородины большей морозостойкостью и меньшей требовательностью к влаге. Ягоды содержат до 10% сахаров, до 4% кислот, пектиновые (желирующие) вещества, витамины С и Р и другие полезные для человека вещества.

Смородина золотистая – *R. aureum* Pursh., высокорослый, до 2 м, кустарник с душистыми кистевидными соцветиями, и черными или коричневыми ягодами без запаха, широко используется как декоративное растение, реже – как ягодное. Ягоды содержат до 8% сахаров, 1% кислот, 45–70 мг% витамина С, витамины группы В, Р, каротины, пектиновые вещества. В диком виде растение широко распространено в Северной Америке. В культуру растение введено в начале X1X века как декоративный кустарник. С X1X века широко разводится в России, практически исключительно – в декоративных посадках. Более засухоустойчива, чем красная и чёрная смородина, отличается нетребовательностью к почве, легко переносит даже слабое засоление. Обладает теневыносливостью и высокой дымо- и пылеустойчивостью.

Из декоративных смородин следует отметить смородину кроваво-красную – *R. sanguineum*, с красивыми пурпурными цветками.

В связи необходимостью разработки мер по сохранению диких родичей культурных видов смородины на территории России для их дальнейшего рационального использования нами, в рамках реализации проекта по созданию электронного атласа ареалов культурных растений и их диких родичей (www.agroatlas.spb.ru), были построены карты ареалов и проанализированы особенности распространения видов, приоритетных к сохранению на территории страны. Оказалось, что из 34 видов, произрастающих на территории России,

наиболее широко распространены *R. nigrum, R. glabellum, R. rubrum* (последняя – только в культуре). В европейской части страны распространены только 8 видов, причём 2 (*R. aureum* Pursh, *R. rubrum* L.) – исключительно в культуре. На территории Российского Кавказа распространено 4 вида, из них 2 – *R. biebersteinii, R. orientale* – эндемичные для Кавказа виды. Только в Западной и Восточной Сибири распространены *R. altissimum, R. atropurpureum, R. graveolens*, только в Западной Сибири – *R. heterotrichum, R. meyeri, R. saxatile, R. turbinatum*. Дальний Восток исключительно богат видами, произрастающими только здесь (9), причём 4 из них (*R. dikusha, R. pauciflorum, R. procumbens, R. fragrans*) встречаются только в бассейне Амура (Бочкарникова, 1973), а *R. fontaneum* – в горах Сихотэ-Алиня. На Дальнем Востоке и, одновременно, – в Восточной Сибири, распространено 6 видов. Таким образом, территория Сибири и Дальнего Востока является центром видового разнообразия рода *Ribes*, именно здесь должен проводиться мониторинг и осуществляться конкретные мероприятия по сохранению его генетических ресурсов.

Более детально исследованы особенности распространения на территории России и сопредельных стран 15 видов *Ribes altissimum* Turcz. ex Pojark.; *R. atropurpureum* C.A. Mey.; *R. biebersteinii* Berl.ex DC. (рис. 2); *R. dicuscha* Fisch ex Turcz.; *R. fontaneum* Boczcarnicova (рис.1); *R. graveolens* Bunge; *R. hispidulum* (Jancz.) Pojark.; *R. latifolium* Jancz.; *R. meyeri* Maxim.; *R. nigrum* L. (рис.3); *R. pauciflorum* Turcz.ex Pojark.; *R. procumbens* Pall.; *R. scandicum* Hedl.; *R. spicatum* Robson; *R. ussuriense* Jancz. Для построения карт ареалов этих видов использовались материалы гербарных коллекций ВНИИР им. Н.И. Вавилова (WIR), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), других гербарных коллекций страны (всего 14 гербариев), готовые опубликованные карты ареалов и, в отдельных случаях, литературные данные с точным указанием местонахождений видов. Анализ этих видов по критерию родства с культурными видами и использованию в селекционном процессе (Каталог…, 2005; Нухимовская и др., 2005) показал, что сохранению в составе природных растительных сообществ (*in situ*) подлежит 7 видов. Гарантированное сохранение генофонда любого вида может быть только в случае, если он произрастает в границах той или иной ОПТ, в первую очередь – на территориях с жёстким режимом охраны, т.е. – заповедников. Сопряжённый анализ ареалов видов смородины и флористических списков заповедников России показал, что значительная часть приоритетных к сохранению видов смородины попадает на территории различных заповедников страны. При этом *R. orientale* обнаружен на территории всего одного заповедника (Кабардино-Балкарский), а 3 вида (*R. latifolium, R. meyeri, R. ussuriense)* не обнаружены на территориях заповедников и нуждаются, по результатам мониторинга, в выявлении рекомендованных к сохранению локальных популяций и территорий сохранения.

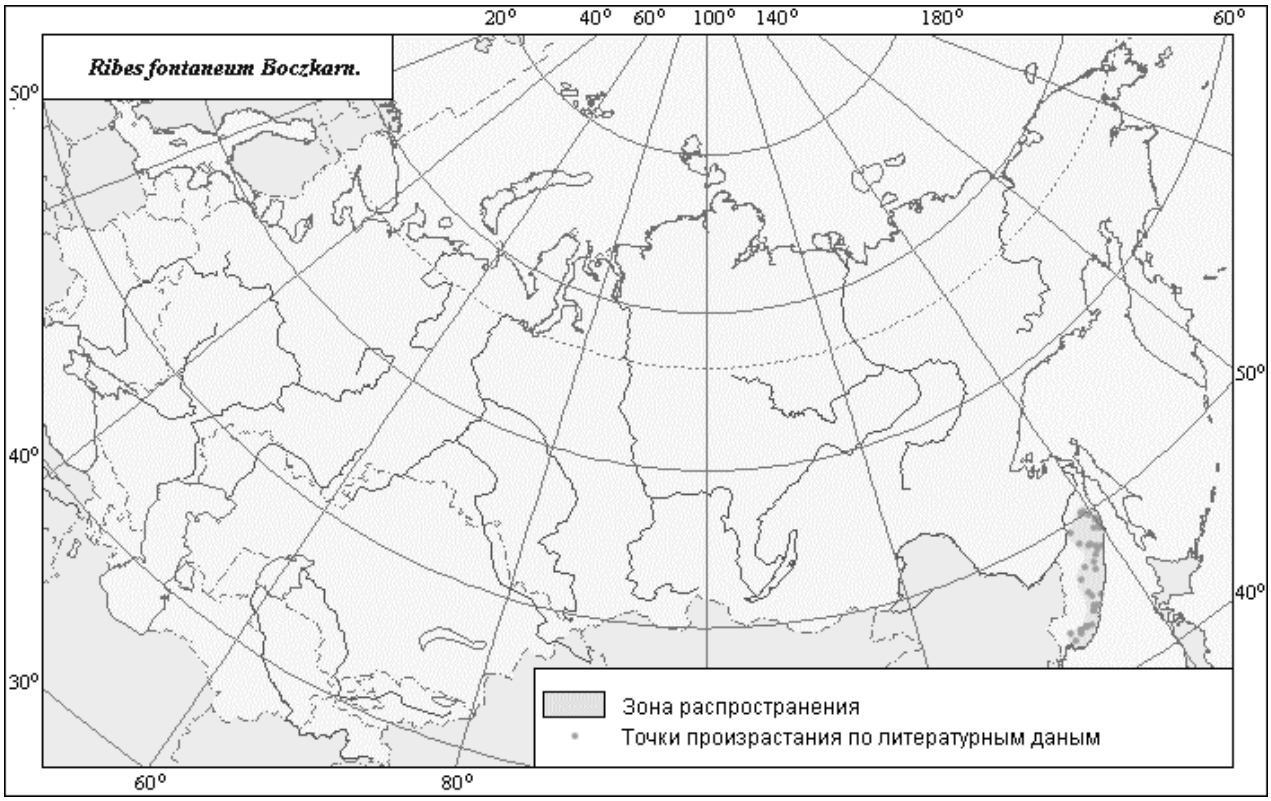


Рис. 1. Карта ареала *Ribes fontaneum* Boczkarn.

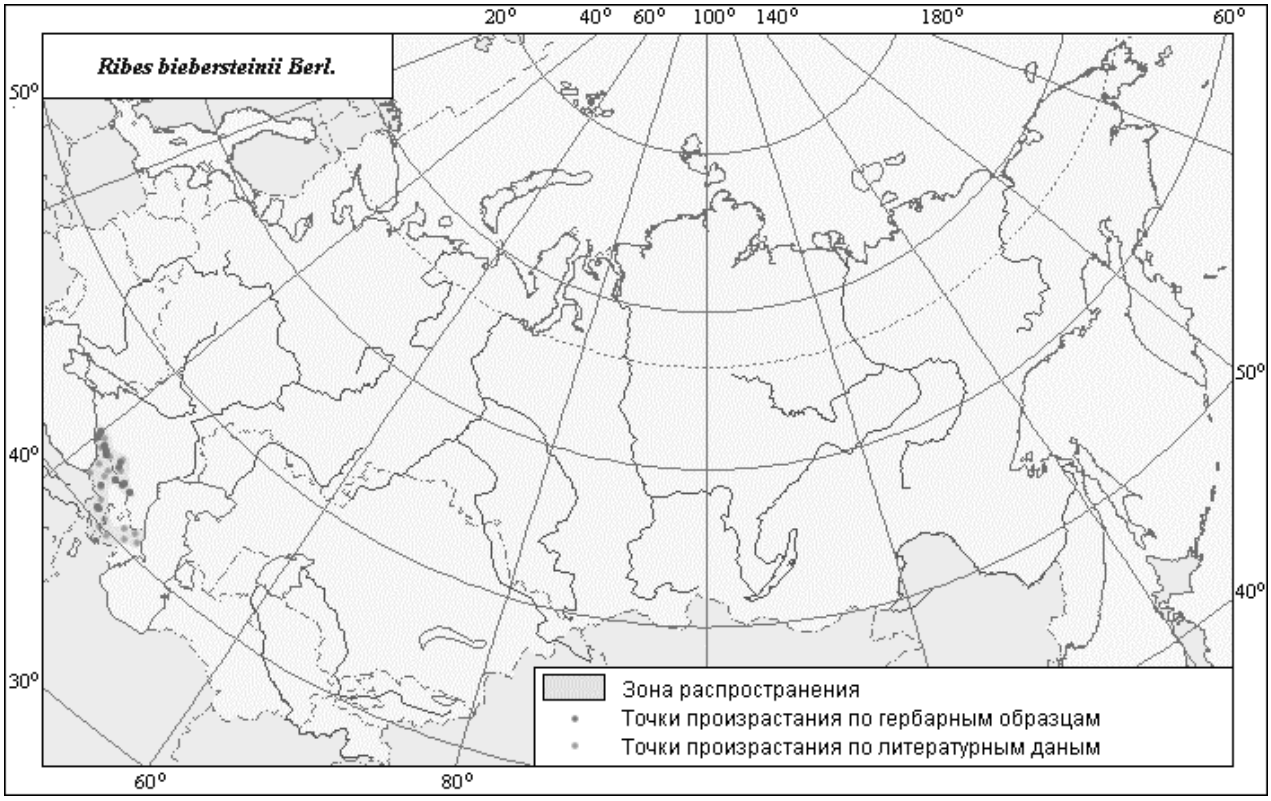


Рис. 2. Карта ареала *Ribes biebersteinii* Berl.

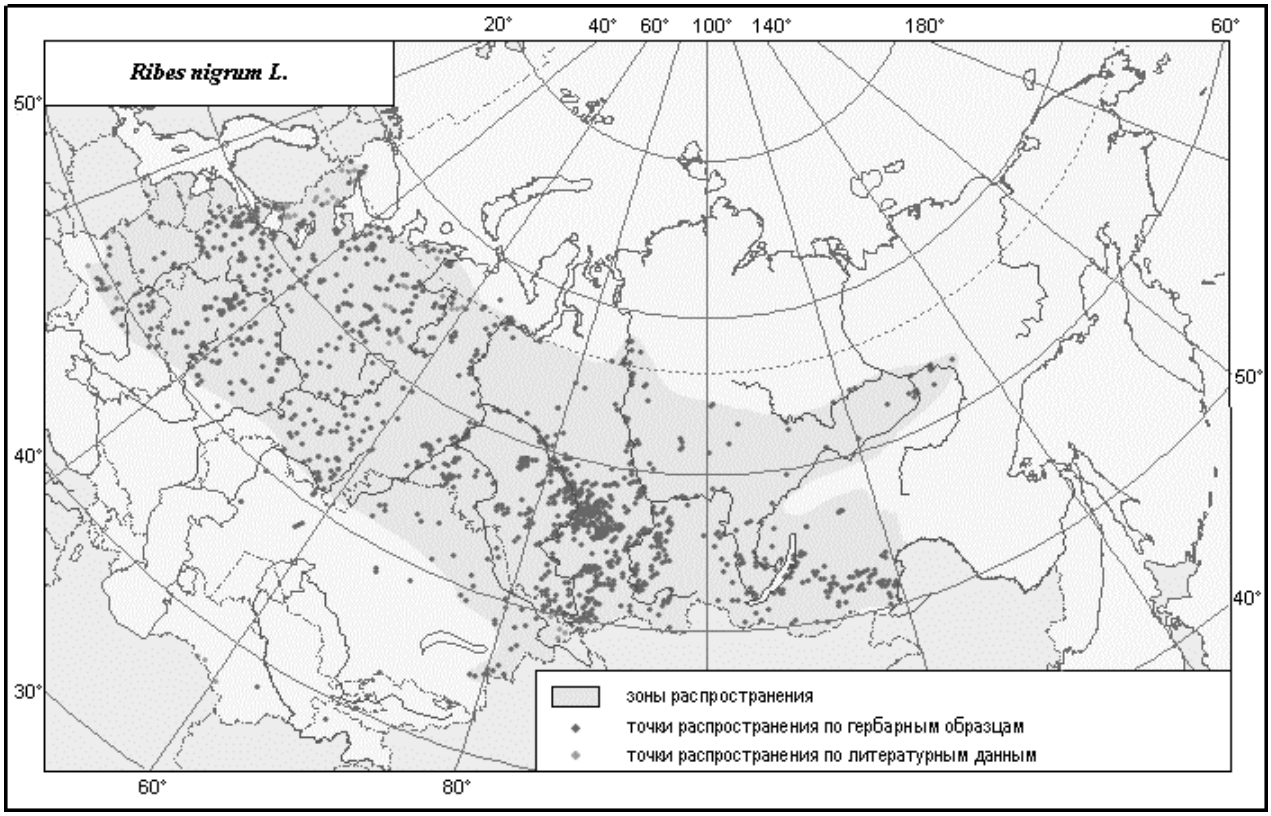


Рис. 3. Карта ареала *Ribes nigrum* L.

Литература

Бочкарникова Н.М. Чёрная смородина на Дальнем Востоке. Владивосток, 1973. 183 с.

Вехов В.Н. Культурные растения СССР. М., Мысль, 1978. С. 122–127.

Каталог мировой коллекции ВИР. Дикие родичи культурных растений России. Составители: Т.Н. Смекалова, И.Г. Чухина. СПб, 2005. Вып. 766. 53 с.

Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. С. 266–293.

Нухимовская Ю.Д., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Дикорастущие родичи культурных растений в Заповедниках России. Кадастр. М.-СПб, 2005. 85 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 124.

Флора СССР. Сем. Камнеломковые – *Saxifragaceae* / Под ред. В.Л. Комарова. М.-Л., изд-во АН СССР, 1939. Т. IX. С. 254–255.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Мир и семья, С-Петербург, 1995. 990 с.

СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР И ЕЕ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ И КАЗАХСТАНА

Турсумбекова Г.Ш.

Тюмень, Тюменская государственная сельскохозяйственная академия

Наиболее важный элемент фитоценотического подхода к изучению агрофитоценоза как сложной биологической системы – методы полевой и экспериментальной геоботаники. Они предполагают выявление флористического состава сообщества сорных растений, характеристики обилия видов, размещения во времени и пространстве.

Степень распространения сорных видов по эколого-географическим зонам значительно изменяется (Хлебная, Силыбаева, 1986; Родионова, 2001).

Популяционный состав сорных растений может изменяться в зависимости от культур в условиях одного экотопа под действием эдификаторной роли культурного растения и в одной и той же культуре на фоне разных экотопов.

Целью наших исследований было изучение флористического состава, соотношения жизненных форм и экологических групп сегетальной флоры агрофитоценозов зерновых культур в условиях северной и южной лесостепи Тюменской области, а также степной зоны Северного Казахстана.

Исследования проводились в течение 1999–2006 гг. в трех природно-климатических зонах – на опытном поле Тюменской ГСХА, Тюменский район (северная лесостепь), в посевах ООО Казан-агро, Казанский район Тюменской области (южная лесостепь) и опытном поле агротехнологического института Кокшетауского университета (степная зона, Северный Казахстан).

Материалом исследований в Тюменской области служили агрофитоценозы яровой пшеницы (сорт Тулунская 12), ярового ячменя (сорт Ача), овса посевного (сорт Мегион), в Северном Казахстане – яровой пшеницы (сорт Целинная 3С), ярового ячменя (сорт Арна), овса посевного (сорт Битик).

Закладка опытов по изучению видового состава и обилия сорных растений в агрофитоценозах зерновых культур проводилась мелкоделяночным способом. Общая площадь одной делянки составляла 10 м^2, учетная площадь делянки для изучения сорной растительности – 1 м^2. Повторность опытов шестикратная. Контроль – посевы зерновых культур без сорняков (ручная прополка).

Учёт видового и количественного состава сорных растений проводили согласно «Методическим указаниям по оценке вредоносности сорных растений на зерновых культурах» (Воеводин, Зубков, Корнилова, 1983). Коэффициент общности видового состава сорных растений изучаемых агрофитоценозов вычисляли по формуле Жаккара в изложении А.М. Туликова (1974).

Распространение сорных растений, прежде всего, определяется почвенно-климатическими условиями, особенно характером увлажнения. Условия Сибири и Казахстана формируют определенные экотипы сорных растений с морфологическими приспособлениями к водному и тепловому режиму. Большое влияние на видовой состав сорных растений, их численность оказывает также возделываемая культура.

Всего в агрофитоценозах зерновых культур трех почвенно-климатических зон за годы исследований встречалось 54 вида сорных растений, принадлежащих к 46 родам и 24 семействам.

Наиболее многочисленным было семейство *Asteraceae* (10 видов). Вторым по численности было семейство *Brassicaceae* (7 видов). Три семейства содержали по 4 вида (*Caryophyllaceae, Poaceae* и *Poligonacyeae*). Два семейства включали по 3 вида (*Lamiaceae* и *Chenopodiaceae*) и два семейства по 2 вида (*Boraginaceae* и *Euphorbiaceae*). К остальным 15 семействам относилось по одному виду.

При изучении сегетальной флоры зерновых агрофитоценозов северной лесостепной подзоны в течение 1999–2006 гг. исследования нами обнаружено 36 видов сорных растений. Наиболее часто встречались в агрофитоценозах зерновых культур *Stellaria media, Echinochloa crusgalli, Chenopodium album, Eqisetum arvense.*

Только в агрофитоценозах северной лесостепи встречались такие виды, как *Atriplex calotheca, Brassica arvense, Cannabis ruderalis, Centaurea cyanus, Eqisetum arvense, Erysimum cheiranthoides, Galium aparine, Polygonum scabrum, Raphanus raphanistrum, Thlaspi arvense.*

В южной лесостепной подзоне за годы исследований нами обнаружено 35 видов сорных растений. В агрофитоценозах всех зерновых культур встречались многолетние сорные виды *Convolvulus arvensis* и *Sonchus arvensis,* малолетние *Echinochloa crusgalli, Chenopodium album* и *Setaria glauca.*

Встречались только в южной лесостепи такие виды, как *Galeopsis speciosa, Plantago major, Solanum nigrum, Sonchus oleraceus, Urtica urens.*

В степной зоне Северного Казахстана за годы исследований нами обнаружено 25 видов сорных растений, из которых наиболее часто встречались следующие виды сорных растений: *Convolvulus arvensis, Lactuca tatarica, Avena fatua, Setaria glauca, Amaranthus retroflexus.*

Встречались только в степной почвенно-климатической зоне такие виды, как *Euphorbia virgata, Lepidium ruderale, Malva pusilla, Setaria viridis.*

Наши исследования подтверждают, что при переходе из одной почвенно-климатической зоны в другую в направлении с северо-запада на юго-восток флористическое богатство неуклонно убывает (Туликов, 1983).

Жизненные формы сорных растений в агрофитоценозах зерновых культур трех почвенно-климатических зон за годы исследований были представлены 14 видами геофитов, 15 видами гемикриптофитов и 25 видами терофитов.

В агрофитоценозах яровой мягкой пшеницы независимо от почвенно-климатической зоны преобладала группа терофитов (табл. 1).

Таблица 1

Жизненные формы сорно-полевых растений в агрофитоценозах яровой пшеницы, 1999–2006 гг.

Жизненнаяформа	Северная лесостепь		Южная лесостепь		Степная зона	
	количество видов	% от общего числа видов	количество видов	% от общего числа видов	количество видов	% от общего числа видов
Геофиты	8	23,5	10	37,0	9	36,0
Гемикриптофиты	10	29,4	6	22,2	4	16,0
Терофиты	16	47,1	11	40,8	12	48,0

Соотношение геофитов и гемикриптофитов значительно варьировало в зависимости от зоны. В северной лесостепной зоне гемикриптофиты по численности преобладали над геофитами, а в степной и южной лесостепной зонах наблюдалось преобладание по численности геофитов над гемикриптофитами.

Таким образом, в направлении от северной лесостепной к степной зоне группа гемикриптофитов по численности убывала, а группа геофитов – возрастала.

Такая же закономерность нами отмечена при изучении соотношения жизненных форм сорных растений в агрофитоценозах других зерновых культур в разных почвенно-климатических зонах.

Независимо от почвенно-климатической зоны в зерновых агрофитоценозах по численности преобладали однолетние яровые сорные растения. Отмечена тенденция увеличения доли многолетних видов и уменьшения зимующих видов в направлении от северной лесостепи к степной зоне.

Большая часть сорных растений, произрастающих в агрофитоценозах зерновых культур трех почвенно-климатических зон, относилась к экологической группе мезофитов – 37 видов. К группе гигромезофитов относилось 4 вида сорных растений. Ксеромезофиты были представлены 5 видами сорных растений, мезоксерофиты – 7 видами. Один вид ксерофитный – *Lactuca tatarica.*

Анализируя соотношение экологических групп в агрофитоценозах яровой мягкой пшеницы, можно отметить, что независимо от почвенно-климатической зоны доминировала группа мезофитов (табл. 2).

Таблица 2

Экологические группы сорных растений в агрофитоценозах яровой пшеницы, 1999–2006 гг.

Экологическая группа	Северная лесостепь		Южная лесостепь		Степная зона	
	количество видов	% от общего числа видов	количество видов	% от общего числа видов	количество видов	% от общего числа видов
Гигромезофиты	3	8,8	3	11,1	1	4,0
Мезофиты	26	76,5	19	70,4	16	64,0
Ксеромезофиты	1	2,9	1	3,7	3	12,0
Мезоксерофиты	4	11,8	3	11,1	4	16,0
Ксерофиты	-		1	3,7	1	4,0

В северной и южной лесостепной подзонах количество гигромезофитов одинаковое (по 3 вида), а в степной почвенно-климатической зоне группа гигромезофитов представлена одним видом – *Potentilla anserina.* В северной лесостепной подзоне отсутствовали ксерофиты.

В агрофитоценозах изученных зерновых культур в направлении от северной лесостепной к степной зоне доминирование экологической группы мезофитов ослабевало. Количество гигромезофитов убывало в направлении от северной лесостепной к степной зоне. Количество ксеромезофитов и мезоксерофитов в направлении от северной лесостепной к степной зоне увеличивалось.

Сравнение сходства видового состава сорных растений агрофитоценозов разных зерновых культур внутри одной почвенно-климатической зоны выявило, что наибольшим сходством характеризовались агрофитоценозы яровой пшеницы и ярового ячменя (в северной лесостепной подзоне К = 48,6%, в южной лесостепной подзоне К = 85,7% и в степной зоне К = 87,5%).

Мониторинг сорной растительности, ее видового состава позволяет прогнозировать численность сорняков и в меньшей степени использовать средства химической защиты культурных растений.

Литература

Воеводин А.В., Зубков А.Ф., Корнилова Е.Н. Методические указания по оценке вредоносности сорных растений на зерновых культурах. Л.: ВАСХНИЛ, ВНИИЗР, 1983. 27 с.

Родионова А.Е. Сегетальные растения Верхневолжья. СПб., 2001. 100 с.

Туликов А.М. Методы учета и картирования сорно-полевой растительности. М., 1974. 49 с.

Туликов А.М. Особенности распределения и динамики сорной флоры в Московской области // Известия ТСХА, 1983. № 2. С. 36 – 44.

Хлебная Г.С., Силыбаева Б.М. Сорные растения полевых культур Крыма // Проблемы борьбы с сорной растительностью. М., 1986. С. 62–67.

ДИКОРАСТУЩИЕ РОДИЧИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Шипилина Л.Ю.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Флора южной тайги Северо-Запада России не очень богата растениями, пригодными для использования в хозяйственной деятельности человека. Стремительное развитие сельского хозяйства, быстрый рост производительных сил, поиск новых источников сырья изменили экономику, заставили более полно и разносторонне использовать растительные ресурсы. При этом возникла проблема унификации растительного покрова за счет адвентизации и синантропизации флоры. Для одних регионов древнего освоения эти процессы имели место сравнительно давно, и в настоящее время мы имеем здесь некоторую стабилизацию региональной флоры. Для других формирование «ядра» адвентивной и синантропной флоры продолжается пока еще быстрыми темпами (Тишков, 1996).

Основой наших исследований стали дикорастущие родичи культурных растений (ДРКР) во флоре южной тайги северо-запада России. Это особая группа, по своему эволюционно-генетическому положению наиболее близкая к культурным растениям естественной флоры, потенциально пригодная для введения в культуру или использования в процессе получения новых сортов. Поэтому изучение ДРКР как источника гермоплазмы становится необходимым.

Нами по материалам собственных исследований, опубликованным региональным флорам и гербариям ГНУ ГНЦ ВНИИР им. Н.И. Вавилова, БИН РАН, Санкт-Петербургского Государственного Университета, Российского Государственного Педагогического Университета во флоре южной тайги северо-запада России выделено всего 1294 вида растений (755 видов рассматриваются в составе аборигенной флоры, 539 в составе адвентивной), из них 660 распространены широко и встречаются часто, относятся к евроазиатской группе распространенным в умеренной зоне, мезофиты.

Группу ДРКР составляет 219 видов, что составляет около 17% от общего числа видов обитающих здесь и менее 10% от общего числа ДРКР растущих на территории России, но зато обладающих рядом ценных адаптивных признаков, т.е. устойчивых к сложным климатическим и орографическим условиям (морозостойкость, засухоустойчивость и др.), выработавшихся за длительный историко-эволюционный процесс.

Анализ ДРКР показал, что 156 видов встречаются часто; заметно выделяется евроазиатская группа, которую образуют 116 видов, что составляет 50% от всего числа ДРКР. Виды, имеющие ареал в умеренной зоне – 211, по 3 вида в тропической и субтропической областях и 2 – в плюризональной. Максимально представлены следующие жизненные формы: гемикриптофиты – 121, фанерофиты – 38, терофиты – 34. Большинство видов являются мезофитами.

Самые крупные семейства по количеству ДРКР:

Poaceae – 60 видов,
Fabaceae – 42 вида,
Rosaceae – 31 видов,
Brassicaceae – 12видов,
Polygonaceae – 9 видов.

Выделяются крупные роды:

однодольные	двудольные
Poa – 8 видов;	*Vicia* – 11 видов;
Bromus – 6 видов;	*Rumex* – 10 видов;
Festuca – 5 видов;	*Rosa* – 9 видов;
Agrostis – 4 вида;	*Rubus* – 6 видов;
Lolium – 4 вида;	*Lathyrus* – 5 видов;
	Trifolium – 4 вида;
	Ribes – 4 вида;

Конечно, существует необходимость проводить анализ ДРКР отдельно в аборигенной и адвентивной флоре, так как существует разница в частностях, но нами было выявлено, что все основные характеристики, по которым проводился анализ, совпадают до 80%. Так, на данной территории количество видов ДРКР составляет: в аборигенной флоре – 103 вида, в адвентивной – 116 видов. Встречаемость в аборигенной флоре:

	Часто	Дов. част.	Нередко	Редко
Однодольные	16	5	11	4
Двудольные	14	21	16	16
ВСЕГО	30	26	27	20

адвентивной флоре:

	Часто	Дов. част.	Нередко	Довольно редко	Редко
Однодольные	5	2	7	8	5
Двудольные	6	19	34	19	11
ВСЕГО	11	21	41	27	16

Евроазиатскую группу в аборигенной флоре составляют – 59 видов, в адвентивной флоре – 57 видов.

Мезофиты в аборигенной флоре – 74 вида, в адвентивной флоре – 84 вида.

Также нами определены группы ранжирования ДРКР (по Смекаловой, Чухиной, 2005):

1 ранг – виды, непосредственно представленные в культуре, имеют селекционные сорта.

2 ранг – виды, непосредственно участвующие в скрещиваниях, используемые как источники генов или как подвои.

3 ранг – виды близкого родства с введенными в культуру (в составе одной секции, одного подрода), перспективные для хозяйственного использования.

4 ранг – другие полезные виды рода, используемые в собирательстве и народной селекции (сортов нет).

5 ранг – все остальные виды данного рода.

	1 ранг	2 ранг	3 ранг	4 ранг	5 ранг
Аборигенная флора	51	2	8	25	17
Адвентивная флора	46	10	8	19	33

Таким образом, в результате проведенного анализа, было выявлено, что основу ДРКР составляют виды, приспособленные к сложным условиям среды. Они являются наиболее перспективными для интродукции, как в зоне южной тайги, так и в подтайге, средней тайге, северной тайге и зоне хвойно-широколиственных лесов, что определяется широкой амплитудой приспособляемости к климатическим и орографическим условиям.

Литература

Тишков А.А. Антропогенная трансформация флоры и экологическая политика на Севере // Флора антропогенных местообитаний Севера. М.: Институт географии РАН, 1996. С. 5–15.

Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Дикие родичи культурных растений России // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб: РАСХН ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 2005. С. 3–7.

С Е К Ц И Я

БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ

СЫРЬЕВЫЕ РЕСУРСЫ ШИПОВНИКА НА ТЕРРИТОРИИ БУРЯТИИ

Анцупова Т.П., Павлова Е.П.

Улан-Удэ, Восточно-Сибирский государственный технологический университет

На территории Бурятии (Западное Забайкалье) широкое распространение имеют 2 вида шиповника: *Rosa acicularis* Lindl. и *R. davurica* Pall., а также их гибридные формы (Определитель.., 2001). Оба вида являются фармакопейными (Государственная.., 1989), поэтому плоды указанных видов и форм собираются заготовительными учреждениями и местным населением для использования в лечебных целях: при авитаминозах, заболеваниях желудочно-кишечного тракта, желчных путей, при хронических нефритах (Минаева, 1991). В то же время в последние десятилетия значительно возросла антропогенная нагрузка на естественные места произрастания шиповника, который встречается вдоль лесных дорог, по берегам рек, в пойменных зарослях кустарников, в редкостойных лесах и в степях. Поэтому представляется необходимым проведение инвентаризации лекарственных растений на территории Бурятии, и в частности такого высоковитаминного растения, как шиповник.

Нами в течение 7 лет изучалось распространение и определялись запасы шиповника в 13 административных районах Бурятии. Исследования проводились в летне-осенний период на конкретных зарослях методом модельных экземпляров по известной методике (Методика.., 1986). По ходу маршрута в каждой заросли закладывали по 10 учетных площадок размером 10 × 10 м. Число кустов на учетной площадке варьировало от 3 до 10, высота кустов находилась в пределах от 0,5 до 2,5 м. На модельном экземпляре количество плодов составляло 20–170 штук, масса одного воздушно-сухого плода в среднем – 0,41 г. Однако нередко можно было встретить обширные заросли, характеризующиеся полным отсутствием плодов на низкорослых кустах, которые нами не учитывались.

Общая площадь зарослей в исследованных районах составила 25,6 га, биологический запас – 2164 кг. Урожайность плодов находилась в пределах 10-149 кг/га. Наиболее обширные заросли отмечены нами в Кабанском (4,7 га), Баргузинском (3,4 га) и Бичурском (3,2 га) районах. Урожайность плодов в указанных районах изменялась в довольно широких пределах: в Кабанском районе от 32 до 121 кг/га, в Баргузинском – 60–125 кг/га, в Бичурском – от 53 до 131кг/га. Наибольшая урожайность отмечена в Кяхтинском (109–149 кг/га) и в Иволгинском (80–140 кг/га) районах, хотя площади, занятые шиповником, там небольшие: 1,1 га и 1,8 га соответственно. Наименьшее распространение шиповника отмечено в Хоринском (0,8 га), Кижингинском (1,0 га) и Тарбагатайском (1,0 га) районах. Выход сухого сырья с единицы площади здесь составляет 27–71 кг/га в Хоринском районе, 57–91 кг/га в Кижингинском и 58–102 кг/га – в Тарбагатайском районе. В пяти остальных районах площади, занятые шиповником, составляют 9,6 га, урожайность колеблется в пределах 10–112 кг/га.

В целом эксплуатационные запасы плодов шиповника в центральных и южных районах Бурятии составляют 1730 кг. Содержание аскорбиновой кислоты в образцах сырья из всех исследованных районов в среднем 1,6–1,8%, т. е., соответствует требованиям Государственной Фармакопеи (1989).

Литература

Государственная Фармакопея СССР. 1-е изд. М., 1989. Вып. 2. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. 400 с.

Методика определения запасов лекарственных растений. М., 1986. 50 с.

Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1991. 382 с.

Определитель растений Бурятии / Под ред. О.А. Аненхонова. Улан-Удэ, 2001. 670 с.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА *FESTUCA ARUNDINACEA* (*POACEAE*), ВЫРАЩИВАЕМОЙ В НОВОСИБИРСКЕ

Бадритдинов Р.А.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Из более 300 видов и подвидов рода *Festuca* L. в Сибири встречается 48 (16%) (Цвелёв, 1976; Конспект.., 2005). Используемые в Новосибирской области злаки в настоящее время ограничены сортами лишь 4–5 видов семейства (Сортовое.., 1990). Актуальность изучения адаптивного потенциала *Festuca arundinacea* Schreb. (овсяницы тростниковой) – ценного кормового и почвозащитного злака (Кириллов, 1974) вызвана, прежде всего, выявлением способности вида реализовать сезонный ритм развития и семенное воспроизводство в почвенно-климатических условиях района выращивания. Однако данных об

адаптивном потенциале вида для широкого введения его в культуру в регионах Западной Сибири, вне пределов ареала, крайне недостаточно.

Цель нашей работы – изучить сезонный ритм развития и формирование «куста» в 1-й год жизни *F. arundinacea*, а также семенную продуктивность и содержание макро- и микроэлементов в различные фазы вегетации у растений разных лет жизни при выращивании в лесостепной зоне Западной Сибири.

Семенной материал был получен по делектусу и представлен 33 экотипами из разных частей ареала вида. Зерновки были высеяны в 1978 г. на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН), в правобережной зоне Приобья. Климат местности резко континентальный, с нередко засушливым, коротким и жарким летом и с холодной суровой зимой (Климат.., 1979). Почвы участка серые лесные, в основном слабо- и среднеподзоленные, легкосуглинистого механического состава (Дьяконова, 1975).

В результате наблюдений по комплексу признаков, характеризующих вегетативную и репродуктивную сферу растений, их зимостойкость, полегаемость, устойчивость к болезням, ритму роста и развития, продуктивности надземной части была выделена гексаплоидная популяция, происходящая из Белоруссии (Ботанический сад университета, Минск). Семена этой популяции (репродукции ЦСБС СО РАН) пересевали через 1–2 года с 1981 по 1990 гг. для дальнейшего изучения.

Фенологические наблюдения проводились через 1–2 суток (Бейдеман, 1974) с 1979 по 1993 гг. Формирование «куста» в 1-й год жизни растений изучали в 1989 г. по методу Н.Г. Рытовой (1967). Данные измерений наносили на график и отмечали появление боковых побегов разных порядков у 32 растений. Семенную продуктивность изучали по методу Т.А. Работнова (1960). Реальную семенную продуктивность побега определяли по числу зерновок в соцветии у растений 2–9 лет жизни. Отбор соцветий в посевах выполняли произвольно в 1988–1990 гг. Коэффициент семенной продуктивности (%) определяли из отношения реальной продуктивности к потенциальной (Методические.., 1980). Элементный состав надземной части у растений 3, 5 и 6-го года жизни определен методом атомно-абсорбционной спектрометрии, а содержание органических веществ стандартными методами (Методы.., 1987). Содержание макроэлементов определяли в фазы массового колошения, цветения и в конце фазы плодоношения, а микроэлементов в фазы массового колошения и цветения. Отбор проб проведен в 1988 г. стандартными методами (Методы.., 1987). Статистическая обработка и проверка степени достоверности полученных данных выполнены согласно Г.Н. Зайцеву (1984).

В сезонном ритме развития *F. arundinacea* нами выделено 9 основных фенофаз: 1) весеннее отрастание, 2) нарастание вегетативных побегов с укороченными междоузлиями, 3) трубкование, 4) колошение, 5) цветение, 6) плодоношение, 7) диссеминация, 8) летне-осеннее кущение, 9) вынужденный относительный покой.

Весенняя вегетация растений начинается после схода снежного покрова – в III декаде апреля или в I декаде мая. Удлинение междоузлий симподиально нарастающих побегов отмечено в I–II декаде июня. Вегетативная фаза роста и развития растений длится 36–54 дня. При резких колебаниях температуры и осадков по годам аномальные задержки в развитии растений за годы наблюдений не отмечены.

Фенофаза колошения длится 7–17 дней: с конца III декады мая до начала III декады июня. Завершается полным выдвижением соцветий из влагалищ верхних листьев генеративных побегов.

Фенофаза цветения начинается в конце III декады июня и продолжается 12–18 дней. Цветение хазмогамное. Массовое раскрывание цветков происходит в ночное и утреннее время с 1 до 8 ч. и час пик цветения наступает в 8 ч. утра. Суточный ритм цветения постепенно нарастающий, а после пика цветения – угасающий.

По окончании цветения в I декаде июля начинается формирование зерновок. Полная спелость и начало их осыпания отмечены во II–III декаде июля и I декаде августа. Заканчивается диссеминация во II–III декаде августа.

После осыпания плодов рост и развитие вегетативных побегов продолжается до I–II декады октября. Растения с густой розеткой прикорневых зеленых листьев «уходят» под снег в I–II декаде ноября. Период относительного вынужденного покоя длится около 7 месяцев (октябрь–апрель).

Анализ данных показал также, что продолжительность вегетации растений в разные по метеоусловиям годы находилась в пределах 85–102 дней. Фенофазы вегетативного и генеративного цикла их роста и развития приурочены к определенному периоду вегетационного сезона и для их реализации необходимы соответствующие метеорологические условия.

В течение 1-го года жизни (в год посева) на главном побеге *F. arundinacea* развивается в среднем 9 листьев. Колеоптиль отмирает при росте 3-го листа. Каждый последующий лист больше предыдущего. К концу вегетационного периода растения имеют 2–3 листа, не завершивших своего развития. Чередование растущих и отмирающих листьев сохраняется в течение всего вегетационного периода. В пределах 1–9 яруса нами выделено 3 группы листьев, достоверно различающихся по интенсивности роста. Интенсивность роста 1–3 листьев (I группа) в среднем равна – 0,6(±0,1), 4–5 (II группа) – 0,9(±0,1) и 6–9 (III группа) – 1,4(±0,1) см/сут. На протяжении роста 1–3 листьев проростки сохраняют связь с зерновкой. При росте 4-го листа начинается рост 1-го побега II порядка, или кущение, и растения теряют связь с зерновкой. Зона кущения формируется по мере роста листьев в течение всего вегетационного периода. Растения, развивающие наибольшее число листьев

на главном побеге, формируют наибольшее число боковых побегов. Побеги III и IV порядков появляются при росте 7 и 10-го листьев соответственно. В 1-й год жизни у *F. arundinacea* развивается в среднем 2,0(±3,6) интравагинальных, 1,9(±0,3) – экстравагинальных и 0,6(±0,2) – пассивно-экстравагинальных побегов.

Семенная продуктивность у растений 2–9 года жизни в 1988–1990 гг. составила в среднем 67,7%. В соцветии в среднем формировалось 316,2(±17,4) семязачатков. Признак «число семязачатков» был менее зависим от состояния факторов среды, тогда как «число зерновок» варьировало и было обусловлено метеоусловиями, при этом сумма осадков была ограничивающим фактором среды. Установлена отрицательная взаимосвязь между семенной продуктивностью и числом репродуктивных побегов (r = –0,978) и с годом жизни растений (r = –0,651).

При принудительном самоопылении у растений разных лет жизни формируется зерновок в 9,4 раза меньше, чем при свободном опылении. Наибольшая самонесовместимость выявлена у растений 2-го года жизни. Между возрастом растений и их самонесовместимостью установлена обратная связь (r =–0,834). Основным способом опыления у *F. arundinacea* является перекрестный тип. Способность к самоопылению реализуется тогда, когда перекрестное опыление затруднено или невозможно и является вторичным механизмом поддержания семенного возобновления растений. Флоральный период их роста и развития длится в среднем 36 суток и реализуется при среднесуточной температуре воздуха 18,2–20,9°С и сумме осадков 16,8–110,6 мм (Бадритдинов, 2005). В условиях, когда цветение протекает при обильных осадках и при меньшем числе репродуктивных побегов на единицу площади, семенная продуктивность достоверно снижается. Однако увеличение осадков во флоральный период не является ограничивающим фактором среды для массы семян. Масса 1000 семян варьировала в пределах 1,8–2,4 г. Наибольшей всхожестью обладают семена с большей массой (r = 0,939).

Изучение элементного состава *F. arundinacea* показало, что общее среднее содержание макроэлементов у растений варьирует в пределах нормального (табл.).

Среднее содержание макроэлементов в надземной части *Festuca arundinacea* 3, 5 и 6-го года жизни (Новосибирск, %)

Элемент	n	$M \pm m_M$	t_M	V, %
Na	9	0,17±0,003 0,17–0,18	56,6	6,0
Mg	9	0,20±0,01 0,17–0,23	20,0	15,0
K	9	2,36±0,13 2,27–2,38	18,2	16,5
P	9	0,22±0,02 0,17–0,31	11,0	30,0
Ca	9	0,67±0,07 0,54–0,91	9,3	32,2

Примечание. Под чертой – минимальные и максимальные значения показателя; t_M – достоверность средней величины; V – коэффициент вариации; n – объем выборки.

Аномально низкие или высокие их концентрации не отмечены. В пределах интервала «нижней» нормы варьируют: K, Mg и Na, а «верхней»: P и Ca. При однородности условий экспериментального участка (относительной) это показывает, что признак «концентрация макроэлементов» у растений детерминируется по разному. Уровни K и Mg, а также P и Ca варьируют в сравнении с Na в 2,6 и 5 раз выше соответственно. В течение вегетации независимо от возраста растений наибольшее содержание макроэлементов в фазу колошения. Однако, у 3-хлетних растений их концентрация, в среднем, в 1,4 раза выше, чем у 5 и 6-летних. Выявлен ряд накопления макроэлементов: K>Ca>P>Mg>Na. Уровень K превышает Ca почти в 4, P и Mg в 11, а Na в 13 раз.

Содержание микроэлементов (Li, Rb, Mn, Zn, Cu, Fe) варьирует в пределах: 12,8–38,5%. Большое и аномальное варьирование установлено для уровней Sr и Ni. В пробах не обнаружены – Co, Pb и Cd. Установлен ряд накопления микроэлементов: Fe>Rb>Mn>Zn>Sr>Ni>Cu> Li.

Комплекс макроэлементов варьирует в среднем в 2,6 раза ниже, чем комплекс микроэлементов (за исключением Ni). Таким образом, уровень макроэлементов, в целом, менее зависим от состояния факторов внешней среды, чем таковой микроэлементов.

Анализ данных по содержанию органических веществ у *F. arundinacea* в течение вегетации показывает различный характер их варьирования. По величине коэффициента вариации выделены следующие группы: 1) безазотистые экстрактивные вещества (небольшое варьирование); 2) сухое вещество, клетчатка, зола, жир, сахар («нижняя» норма варьирования) и 3) протеин (большое варьирование).

По фазам вегетации наибольшее содержание сухого вещества и сахара – при цветении растений, независимо от их возраста. Наибольшее содержание протеина – у растений 3-го года жизни в фазу колошения, и его содержание уменьшается по фазам вегетации у всех изученных возрастов до начала постгенеративного кущения.

С уменьшением протеина увеличивается содержание клетчатки и безазотистых экстрактивных веществ. В течение вегетации варьирование белково-углеводных веществ в пределах нормы: 3,9–24,6%, кроме протеина (V = 51,8%).

Таким образом, при выращивании в Новосибирске в течение сезона ритм роста и развития *F. arundinacea* не стабилен. В 1-й год жизни растения развивают 9 листьев на главном побеге. Цикл репродуктивных фенофаз начинается после их перезимовки, на 2-ой год жизни. Адаптивный потенциал вида обусловлен его высокой семенной продуктивностью, генеративной пластичностью и не жесткой детерминированностью элементного состава.

Литература

Бадритдинов Р.А. Репродуктивная стратегия *Festuca arundinacea* Schreb. (*Poaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 386–400.

Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 153 с.

Дьяконова А.А. Почвы территории Центрального сибирского ботанического сада (сообщение II) // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 141–164.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Кириллов Ю.И. Овсяница тростниковая (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц. 1974. Т. 52. Вып. 2. С. 146–167.

Климат Новосибирска. Л., 1979. 224 с.

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов / Под ред. Н.В. Цицина. М., 1980. 64 с.

Методы биохимического исследования растений. Л., 1987. 430 с.

Рытова Н.Г. Некоторые закономерности роста листьев и вегетативных побегов луговых злаков // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 2. С. 249–256.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М., 1960. Т. 2. С. 78–95.

Сортовое районирование сельскохозяйственных культур в Новосибирской области на 1991 год. Новосибирск, 1990. 30 с.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 782 с.

РЕСУРСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ БРУСНИКИ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Борисова Н.И.

Якутск, Якутский государственный университет

Урожайность ягод брусники в Центральной Якутии изучена в лесах окрестностей г. Якутска, Лено-Амгинского междуречья (Богданова, Муратов, 1973; Борисова, 2004).

В данной работе приводятся результаты исследований, проведенных на левом коренном берегу р. Лены в лесах Хангаласского улуса: разнотравно-брусничном и зеленомошно-брусничном лиственничниках. Данные типы леса относятся к группе типов лиственничников средневлажных местопроизрастаний (Тимофеев и др., 1994; Тимофеев, 2004). Среди лиственничников средневлажных местопроизрастаний авторами выделяются три подгруппы по градации увлажнения: типы свежих, типичных средневлажных и сыроватых лесорастительных условий.

Разнотравно-брусничный лиственничник относится к подгруппе типов лиственничников свежих местопроизрастаний. Этот тип леса является зональным типом растительности Центральной Якутии и широко распространен на межаласном пространстве. Древостой одноярусный и представлен лиственницей Каяндера. Сомкнутость крон древостоя 0,4–0,5. Хорошо выражен мертвый покров. Подлесок с сомкнутостью 0,1–0,2. В состав подлеска входят *Spiraea media* Franz Schmidt., *Rosa acicularis* Lindl., *Salix pyrolifolia* Ledeb., *Betula fruticosa* Pall., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex. Bytt. Травяно-кустарничковый покров сплошной, равномерный, степень покрытия 70–80%. Основной фон создает брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) с покрытием 50–60%. Также встречаются виды: *Linnaea borealis* L. – 20%, *Arctostaphylos uva-ursi* Spreng. – 20%, *Fragaria orientalis* Losinsk – 15%, *Ledum palustre* L. – 5%, *Limnas stelleri* Trin – 20%, *Bromopsis inermis* (Leys) Holub – 11%, *Pyrola incarnata* Freyn. – 9%, *Viola mauritii* Tepl. – 6%, *Lathyris humilis* L. – 25%, *Vicia cracca* L. – 15%, *Artemisia tanacetifolia* L. – 8%, *Aguilegia parviflora* Ledeb. – 9%, *Stellaria radians* L. – 2%, *Galium boreale* L. – 3%, *Geranium pratense* L. – 9%, *Maianthenum bifolium* (L.) F. W. Smidt – 9%, *Poa pratensis* L. – 2%, *Achillea millefolium* L. – 5%, *Silene repens* Partin. и *Scorzonera radiate* Fisch. ex Ledeb. (единично). Мохово-лишайниковый покров выражен слабо, покрытие 5–10%. Мхи представлены: *Ptelidium ciliare* (L.) Hampe., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G., *Rhytidium rugosum* (Hedn.) Kindb., *Polytrichum strictum* Bird., *Dicranum fragilifolium* Lindb. и т.д

Зеленомошно-брусничный лиственничник относится к подгруппе типов лиственничников сыроватых местопроизрастаний. Этот тип лиственничников встречается на северном склоне рек. Древостой чистый, представлен лиственницей Каяндера, наблюдается изреживание, имеется много валежников. Сомкнутость крон древостоя 0,5–0,6. Подлесок слабо выражен, встречаются *Salix pyrolifolia* Ledeb. – 5% и *Spiraea media* Franz Schmidt – 3%. Травяно-кустарничковый покров сплошной, равномерный, степень покрытия 70–80%. Основной фон создает брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) с покрытием 60–70%. Встречаются виды: *Ledum palustre* L. – 12%, *Linnaea borealis* L. – 30%, *Arctous erythrocarpa* Small. – 15%, *Vaccinium uliginosum* L. – 12%, *Limnas stelleri* Trin. – 15%, *Lathyris humilis* L. – 20%, *Vicia cracca* L. – 15%, *Pyrola incarnata* Freyn. – 22%, *Pedicularis venusta* Bunge – 8%, *Scorzonera radiate* Fisch. ex Ledeb. – 3%, *Sanguisorba officinalis* L. – 2%. Мохово-лишайниковый покров хорошо выражен, степень покрытия 60%, с мощностью живого слоя 3 см, мертвого слоя 3 см. Мхи представлены: *Ptelidium ciliare* (L.) Hampe., *Dicranum bergri* Bland., *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Pleurosum schreberi* (Brid) Mitt.

В исследуемых типах леса проективное покрытие брусники достаточно высокое и наблюдается равномерное распределение парциальных кустов. Плотность парциальных кустов брусники может варьировать в разные годы. Но в среднем в разнотравно-брусничном лиственничнике она достигает до 908,4 ед/м^2, а в более влажных условиях зеленомошно-брусничного лиственничника плотность парциальных кустов несколько выше – 1197,2 ед/м^2.

Учитывая высокое проективное покрытие и равномерное распределение брусники на пробной площади, для определения урожайности ягод были применены небольшие учетные площадки (50 × 50 см) и размещены по прямым линиям – трансектам. Учетные площадки на каждой пробной площади были заложены в 30 повторностях. Урожайность брусники была определена двумя методами: по массе ягод, собранных с каждой учетной площадки, и произведением количества ягод с учетной площадки на массу одной ягоды.

В ценопопуляциях брусники от общей плотности парциальных кустов число генеративных кустов составляет 8,3–32,9%. В разных типах леса их соотношение изменяется незначительно. На варьирование численности этого показателя заметное влияние оказывают условия года. Положительное влияние на заложение почек и их развитие могут оказывать благоприятные условия как текущего, так и предыдущего года произрастания. В годы с высоким урожаем ягод формируется наибольшее количество цветоносных кустов. В зеленомошно-брусничном лиственничнике присутствие уже 19,4% генеративных кустов определяет высокую урожайность ягод брусники (в 2004 г.), а в разнотравно-брусничном лиственничнике – 24,9%.

Наблюдения, проведенные за развитием брусники в течение шести лет, показывают, что в разнотравно-брусничном лиственничнике урожайность может варьировать в разные годы от 155, 4±14,0 до 1718,0±106 кг/га, а в зеленомошно-брусничном лиственничнике – от 164,0±76,0 до 1152,0±70,0 кг/га. Сравнительно высокая урожайность была сформирована в 2004–2006 гг. (рис.).

Урожайность ценопопуляции брусники в разных типах лиственничников

Формирование урожая ягод брусники зависит от многих факторов. Относительно высокие температуры (июнь, июль, август) – 17,4ºС; 19,3ºС; 16,4ºС (Метеорологический ежемесячник), несколько превышающие многолетние среднемесячные температуры тех же месяцев – 14,3ºС; 17,8ºС; 14,1ºС (Гаврилова, 1973), и небольшое количество осадков за летний период (10,1 мм, 12,4 мм, 13,3 мм) в сравнении с многолетними среднемесячными показателями (29 мм, 49 мм, 38 мм) обусловили формирование низкой урожайности за 2002 г. Нередко причиной снижения урожая ягод являются поздневесенние заморозки. Так, заморозки (–4ºС почвы), наблюдавшиеся 6 июня 2001 г., и понижение температуры (–1º и –3ºС) в начале июня 2003 г., повлекли за собой значительное снижение урожая ягод. При воздействии заморозков наблюдается опад соцветий до 24,8% в зеленомошно-брусничном и до 42,7% разнотравно-брусничном лиственничниках. В период цветения и в начале завязывания плодов существенное воздействие оказывает засуха или, наоборот, обильные осадки. В начале вегетационного периода (июнь) 2003 г. наблюдались более неблагоприятные условия, которые выражались не только поздневесенними заморозками, но и небольшим количеством осадков (20,6 мм) не превышающим многолетнее среднемесячное значение (29 мм). В таких условиях в зеленомошно-брусничном лиственничнике в соцветиях брусники в среднем было завязано 2,32±0,2 ягод, что составляет 52,8% от всего числа цветков. А в разнотравно-брусничном лиственничнике, из немногочисленных цветков соцветия, были завязаны 3,5±0,9 ягод (75,5% цветков). В этом типе леса обильные дожди (100 мм), выпавшие в июле 2003 г. и превышающие в два раза многолетние среднемесячные осадки в июле (49 мм), способствовали формированию сравнительно крупных ягод (0,193±0,01 г). Вследствие этого урожайность брусники, несмотря на неблагоприятные предыдущие условия, оказалась достаточно высокой (593,6±176,0 кг/га). Однако то же количество осадков не повлияло на развитие ягод в зеленомошно-брусничном лиственничнике, где образовались очень мелкие ягоды с массой соответствующей лишь 0, 093±0,02 г. Масса одной ягоды является изменчивой величиной и зависит от условий года. За годы наблюдений максимальная масса одной ягоды брусники в данных типах леса достигала до 0,226±0,05 г.

В связи с тем, что население может собрать ягоды еще до полной их спелости, многие исследователи предлагают урожайность определять как произведение числа ягод с учетной площадки на массу одной ягоды. В урожайные годы (2004–2006 гг.) количество ягод на учетной площадке варьирует от 513,4±46,2 до 1004,9±64,6 ед/м^2. Но иногда и при меньшем числе ягод (366,8±0,9 ед/м²) показатель урожайности может быть достаточно высоким (829 кг/га), поскольку при подсчете используется средняя масса ягоды (0,266±0,06 г). В неурожайные годы число ягод на учетной площадке варьирует от 140±56,0 ед/м² до 333,9±33,1 ед/м². В целом, второй метод подсчета урожайности дает завышенные на 5–30% результаты. В разные годы в зеленомошно-брусничном лиственничнике урожайность ценопопуляции брусники варьирует от 173,6 до 1224,0 кг/га, а в разнотравно-брусничном лиственничнике – от 206,9 до 1288,0 кг/га. На завышение результатов, возможно, оказывает влияние произведение общего количества разных по массе ягод на среднюю массу ягоды.

Таким образом, исследования урожайности брусники в лесах Центральной Якутиии показывают:

– в ценопопуляциях брусники число генеративных парциальных кустов в разные годы варьирует в пределах 8,3–32,9%. Развитие в ценопопуляции 19–24% генеративных кустов обуславливает высокую урожайность;

– на формирование урожайности брусники наибольшее влияние оказывают поздневесенние заморозки;

– превалирование урожайности зеленомошно-брусничного или разнотравно-брусничного лиственничника более зависит от условий года. Эти типы леса являются хорошими ягодниками.

Литература

Богданова Г.А., Муратов Ю.М. Брусника в лесах Сибири. Новосибирск, 1978. 118 с.

Борисова Н.И. Урожайность брусники в разнотравно-брусничных лиственничниках Центральной Якутии // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (Улан-Удэ, 7–10 сентября 2004 г.). Ч. 2. Улан-Удэ, 2004. С. 72–74.

Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. Якутск, 1973. 118 с.

Метеорологический ежемесячник. Якутск. Главное управление гидрометслужбы при РС (Я), 2001–2006.

Тимофеев П.А., Исаев А.П., Щербаков И.П. и др. Леса среднетаежной подзоны Якутии. Якутск, 1994. 140 с.

Тимофеев П.А. Леса Якутии: состав, ресурсы, использование и охрана. Новосибирск, 2003. 194 с.

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ У *ULMUS PUMILA* L. И *U. MACROCARPA* HANCE

Бутина Н.А.

Чита, Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет им. Н.Г. Чернышевского

Накопление и превращение запасных веществ играет важное значение в устойчивости растений к экстремальным условиям обитания. Глубина превращений запасных веществ и накопление растворимых сахаров определяет степень морозоустойчивости растений (Окнина, Генкель, 1964, 1975; Филиппович, Страшнова,

1969; Генкель, Павлова, Якимова, 2004). Органический покой у растений связывают с глубиной превращения запасных веществ (Павлова, 1986). Устойчивость растений зимой определяется не характером покоя, а накоплением запасных веществ в растительных клетках (Христо, 1961). Растения с вынужденным покоем раньше мобилизуют запасные вещества, тогда как растения с органическим покоем мобилизуют запасные вещества медленнее.

В растениях распространенным запасным веществом является крахмал. Запасными могут быть и другие вещества – растворимые углеводы, жиры, но они могут являться результатом глубокого превращения крахмала, выполняя роль энергетического материала (Христо, 1961; Павлова, Якимова, 2004). По характеру накопления запасных питательных веществ в зимнее время древесные растения делятся на две группы: крахмалистые и маслянистые (Туманов, 1940). Образование крахмала и жиров сопровождается обезвоживанием клеток и способствует перезимовке растений. Превращение крахмала в жиры и сахара является результатом приспособления растений к осенне-зимним условиям при переходе в покой. Как отмечает К.А. Сергеева (1971), гидролиз крахмала у зимостойких пород происходит раньше, чем у незимостойких.

Устойчивость растений к замораживанию также связана с качеством и количеством растворимых сахаров (Кумаков, 1956). В зависимости от вида растений это могут быть глюкоза, дисахара, раффиноза. Защитная роль сахаров проявляется после того, как они образуют комплексные соединения с белками. Большее защитное действие оказывают сахара с большим молекулярным весом. Прямую связь между накоплением сахаров и устойчивостью к низким температурам обнаружили у древесных растений В.А. Кумаков (1956), П.А. Генкель, Е.З. Окнина (1964). Защитное действие сахаров связывают с тем, что они препятствуют свертыванию белков протоплазмы при пониженной температуре. Большое содержание сахаров повышает осмотическое давление клеточного сока, что способствует усилению морозо- и холодостойкости растений.

В течение двух лет (2005–2007 гг.) мы определяли запасные вещества в побегах и почках *U. pumila* и *U. macrocarpa* гистохимическим методом (Фурст, 1979). Количество крахмала оценивали по пятибалльной шкале. При отрицательной реакции – крахмала нет – 0 баллов; интенсивное черно-синее окрашивание – крахмала очень много – 5 баллов; интенсивное синее окрашивание – крахмала много – 4 балла; размытое синее окрашивание – крахмала довольно много – 3 балла; размытое и просматриваются крахмальные зерна – крахмала мало – 2 балла; отдельные крахмальные зерна – крахмала очень мало – 1 балл. О количестве растворимых углеводов судили по количеству осадка гидрата окиси на стекле, о количестве жира – по количеству и величине капель. Запасные вещества определяли в начале зимы и в зимне-весенний период. Данный метод определения запасных веществ по существу позволяет лишь констатировать наличие или отсутствие запасных веществ в растительных клетках. Однако при всей условности данный метод все же позволяет проследить динамику веществ, выявить различия между видами.

Проведенные нами исследования показали, что в осенний период (октябрь) в стеблях и почках *U. pumila* и *U. macrocarpa* накапливается крахмал, жир обнаружен не был. Причем количество крахмала оценивается нами в 4 балла (табл.). В ноябре в стеблях и почках исследуемых видов также обнаруживается крахмал, но уже в меньших количествах и составляет 3–4 балла. Как отмечают П.А. Генкель и Е.З. Окнина (1964), с переходом в состояние покоя при более глубоком превращении веществ содержание крахмала снижается. Реакция на крахмал становится все слабее, в некоторых клетках вообще отсутствует. В зимний период в стеблях и почках *U. pumila* и *U. macrocarpa* крахмал нами не отмечался. Незначительное количество крахмала было отмечено нами только в декабре. Жир встречается в виде мелких капель. Наряду с жиром в стеблях и почках исследуемых видов отмечается наличие сахаров. Причем количество сахаров увеличивается параллельно с уменьшением количества крахмала в исследуемых органах. В весенний период (март–апрель) в стеблях и почках исследуемых видов отмечается большое количество растворимых сахаров. Крахмала и жира в этот период обнаружено не было.

Динамика пластических веществ в тканях *U. pumila* и *U. macrocarpa*

Срок наблюдений	*U. pumila*						*U. macrocarpa*					
	Стебель			Почки			Стебель			Почки		
	Кр.	Сах.	Ж	Кр.	Сах.	Ж	Кр.	Сах.	Ж	Кр.	Сах.	Ж
Октябрь	4	0	–	4	0	–	4	0	–	4	0	-
Ноябрь	3	1	–	3	1	–	4	2	–	3	2	-
Декабрь	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1
Январь	–	3	1	–	3	1	–	3	1	–	3	1
Февраль	–	3	1	–	4	1	–	4	1	–	4	1
Март	–	4–5	–	–	4	–	–	4	–	–	5	-
Апрель	–	5	–	–	5	–	–	5	–	–	5	-

Примечание: условные обозначения: Кр. – крахмал, Сах. – сахара, Ж – жир.

Таким образом, осенью в тканях *U. pumila* и *U. macrocarpa* накапливается крахмал, который к зимнему периоду превращается в сахара. В зимний период у исследуемых видов в тканях обнаруживается жир в виде мелких капель. Жир, как и другие вещества липоидной природы, скапливаясь на поверхности протоплазмы, снижает проницаемость клеточных мембран, создавая условия для менее интенсивного обмена веществ и сохранения влаги. Жир выполняет роль пластификатора, защищая хрупкую зимнюю структуру протопласта (Павлова, Якимова, 2004). Наряду с жиром в тканях отмечается наличие растворимых сахаров. Весной, в период активного развития, в тканях *U. pumila* и *U. macrocarpa* отмечается большое количество растворимых сахаров, крахмала и жира нет.

В результате проведенного исследования можно сказать, что *U. pumila* и *U. macrocarpa* относятся к видам с ранним и полным превращением крахмала. Что является адаптацией к суровым условиям Восточного Забайкалья.

Литература

Генкель П.А. Физиология растений. М., 1975. 236 с.

Генкель П.А., Окнина Е.З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М., 1964. 242 с.

Кумаков В.А. Влияние поздних весенних заморозков на рост и устойчивость ясеня в связи с их углеродным балансом // Доклады АН СССР. 1956. Т. 89. № 6. С. 1107–1109.

Павлова Н.Е. Эколого-физиологические особенности степных травянистых многолетников Забайкалья: Автореф. дис. …канд биол. наук. Иркутск, 1986. 21 с.

Павлова Н.Е., Якимова Е.П. Осенне-зимний покой степных растений Забайкалья. Чита, 2004. 73 с.

Сергеева К.А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М., 1971. 176 с.

Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.; Л., 1940.

Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 128 с.

Христо А.А. Период покоя и зимостойкости яблони в условиях Западной Сибири // Физиология растений. 1961.Т. 8. Вып. 1. С. 58–66.

Филиппович Ю.Б., Страшнова М.И. Динамика растворимых углеводов в почках, листьях и побегах шелковицы в связи с ее морозостойкостью // Физиология растений. 1969. Т. 16. Вып. 1. С. 49–54.

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ И ИХ ОХРАНА

Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Betula pendula Roth var. *carelica* (Merclin) Hämet-Ahti является аборигенным компонентом дендрофлоры Северной, а местами – Восточной Европы. Вероятно, благодаря первым сведениям об ее распространении в Карелии, а главное использованию древесины местным населением, эта береза получила существующее ныне название «карельская береза». Лесов не образует, а произрастает одиночно или небольшими группами и находится под угрозой исчезновения. Ее отличительная особенность заключается в наличии оригинальной узорчатой текстуры древесины, которая по рисунку и прочности напоминает мрамор. Волокна древесины у карельской березы, направленные не строго вертикально, а под разным углом, обуславливают ее волнистость, курчавость, наличие «завитков» и оригинальной цветовой гаммы, местами с блестящей поверхностью.

В природных условиях найти карельскую березу достаточно сложно. По сравнению с березой повислой она обычно ниже по высоте, крона у нее более редкая, а кора более грубая. Наличие узорчатой текстуры древесины можно установить по косвенным признакам, к которым относятся утолщения или выпуклости, внешне различимые на поверхности ствола. После удаления коры обнаруживаются прямые признаки, свидетельствующие о наличии узорчатой текстуры в древесине карельской березы. Они выражаются в виде рельефной или ямчатой поверхности с многочисленными эллипсовидными углублениями, несколько вытянутыми вдоль ствола. У других видов березы поверхность древесины в основном ровная и гладкая. На внутренней стороне коры карельской березы имеются соответственно форме и размерам ямок килевидные выступы. Отдельные участки ровной поверхности ствола имеются и у узорчатых особей карельской березы, которые преобладают обычно в верхней части ствола и на ветвях. Образование узорчатой древесины визуально заметно не сразу. На то, чтобы определить, будет древесина узорчатой или нет, требуется в среднем около 6–10 лет. Однако, согласно нашим наблюдениям и литературным данным, признаки «карелистости» у одних растений могут проявляться уже в возрасте 3–5 лет (Ryynanen, 1988), а у других – только в 20–25 (Сакс, Бандер, 1971(1972) и даже в 40 лет (Scholz, 1960).

На всем протяжении ареала карельская береза характеризуется формовым разнообразием. Главные различия у нее наблюдаются по форме роста и типу поверхности ствола. Основными формами роста у карельской бе-

резы являются: высокоствольная, короткоствольная, кустообразная. По типу поверхности ствола целесообразно выделять: шаровидноутолщенный, мелкобугорчатый и ребристый. Безузорчатый тип карельской березы также встречается, но визуально его невозможно отличить от обычной березы повислой. В лучшем случае к нему можно отнести безузорчатые сибсы, полученные в результате контролируемого опыления между собой узорчатых особей карельской березы. При инвентаризации карельской березы в природных популяциях по форме роста следует выделять также гнездовидные древовидные и кустовидные растения, которые являются многоствольными, но в отличие от кустообразных не имеют общего ствола в прикорневой части. Сравнительно широкое распространение последних связано, по всей вероятности, с их порослевым происхождением. Анализ динамики проявления «узорчатости» в гибридном потомстве карельской березы в течение первых трех десятилетий их развития показал наличие определенных типов поверхности ствола у различных форм роста (Ветчинникова, 2005). Так, при формировании узорчатой текстуры древесины у высоко- и короткоствольных форм роста преобладает шаровидноутолщенный и мелкобугорчатый типы поверхности ствола, а у кустообразных – в основном шаровидноутолщенный. Присутствие деревьев с обычным (без признаков узорчатости) типом поверхности ствола в потомстве карельской березы установлено у высоко- и короткоствольных форм роста и отсутствие таковых у кустообразных. Ребристый тип поверхности наблюдается только у высокоствольных форм роста, тогда как у короткоствольных после 10 лет развития он сменяется узорчатыми типами.

Ведущая роль в формовом составе карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста (до 50–60%) во всех частях ее ареала. На долю высокоствольных приходится до 10–15%, а кустообразные и кустовидные составляют около 25–30%, причем численность последних возрастает по направлению к южной части ее ареала. По основным типам поверхности ствола можно ориентировочно определить степень насыщенности рисунка в древесине карельской березы: ребристый тип поверхности ствола свидетельствует лишь о слабой волнистости древесины, шаровидноутолщенный – о наличии выраженного узорчатого рисунка в древесине утолщений и относительно слабом проявлении или его полном отсутствии в «перехватах». Наиболее равномерное размещение узорчатой текстуры в древесине наблюдается у мелкобугорчатого типа поверхности ствола.

При интродукции таксономические особенности у карельской березы сохраняются. Это свидетельствует не только об эколого-географической приуроченности ареала карельской березы, но и генетической обусловленности ее происхождения и формового разнообразия.

В последние 50–70 лет, к сожалению, произошло сокращение числа деревьев карельской березы в природных популяциях, а также сужение границ ее ареала вплоть до полного исчезновения на территориях ряда стран. Так, длительная эксплуатация запасов карельской березы в конце XIX–начале XX в. и позднее, особенно в годы Великой Отечественной войны и временной оккупации территории Республики Карелия, обусловила значительное сокращение ее ресурсов. Интенсивные рубки привели в результате не только к сокращению численности карельской березы, но и во многих случаях к изменению их габитуса, поскольку после отбора в рубку деревьев, отличающихся крупными размерами и лучшим рисунком древесины, в природных популяциях оставались низкорослые деревья, преимущественно порослевого происхождения. Отсюда и возникло, по всей вероятности, представление о карельской березе как имеющей низкий рост и изогнуто-неправильную форму ствола. В связи с этим уже в 1939 г. Совет Народных Комиссаров Карельской АССР издал специальное постановление, в котором объявил карельскую березу особо охраняемой породой, а следовательно, и редким растением. Были запрещены рубки карельской березы, проведена ее инвентаризация, начаты работы по воспроизводству.

Неслучайно первый ботанический заказник, площадью 8,3 га, был создан в 1956 г. на территории Кондопожского района для охраны и воспроизводства именно карельской березы, а позднее, в 1984 г., и в других районах Карелии (Белоусова, 1992; Хохлова и др., 2000). На 2008 г. официальный статус имеют четыре ботанических заказника карельской березы, общей площадью 40,4 га. Наиболее крупные из них: «Анисимовщина» – 6,1 га, «Каккоровский» – 28,5 га, «Спасогубский» – 5,7 га.

В 1985 г. карельская береза была внесена в Красную книгу Карелии. В издание 1995 г. из-за отсутствия статуса вида она не вошла. В 2007 г. карельская береза вновь внесена в Красную книгу Республики Карелия.

Согласно данным инвентаризации, проведенной в 1968–1970 гг., карельская береза в природных популяциях на территории Карелии произрастала на площади 107,7 га (Смирнов, 1972). Площадь отдельных участков занимала от 0,07 до 23,5 га с количеством деревьев на одном участке от 2 до 1167. Средний возраст древостоев колебался по отдельным участкам от 20 до 67 лет. Общее число деревьев карельской березы в Карелии в природных популяциях к 1970 г. составляло 4800 штук. К сожалению, на 01.01.2008 г. согласно предварительной оценке их осталось не более 2–3 тысяч. Вегетативное и семенное потомство плюсовых деревьев карельской березы выращивается на лесосеменных плантациях (42,1 га), из них на площади 0,4 га создан архив клонов (от 41 генотипа), 137 деревьев оформлены как плюсовые.

К началу XXI в. генетические ресурсы карельской березы в Республике Карелия значительно уменьшились, а в нескольких ботанических заказниках они оказались на грани исчезновения. Это связано не только с массовыми браконьерскими рубками (за период 1996–2003 гг. на территории Карелии, согласно официальным данным, срублено 1377 стволов различных форм роста и узорчатости), но и с возрастом растений. К настоящему времени большинство

естественных насаждений карельской березы (в отличие от обычной березы, у которой предельный возраст составляет 120–140 лет), а также более 300 га искусственно созданных по возрастной структуре (70 лет и более) являются перестойными или спелыми. Промышленные рубки карельской березы на территории Республики Карелия не ведутся. Однако экономически оправдано проводить рубки карельской березы в возрасте 40–50 лет (Raulo, Siren, 1978).

Особое опасение вызывает то, что естественное возобновление карельской березы на всем протяжении ареала осуществляется крайне слабо. По всей вероятности, это связано с тем, что характерные места обитания карельской березы (заброшенные пастбища, земли, вышедшие из-под сельскохозяйственного использования и т. п.) постепенно исчезают или подвергаются значительному изменению, что угрожает естественному появлению здесь карельской березы и способствует смене породного состава лесов. Вероятно, аналогичные события ранее уже произошли в Германии и Польше, и в настоящее время наблюдаются на территории Северо-Запада России. Однако в отличие от западных стран, где преобладает урбанизация территории, в Карелии, наоборот, происходит «одичание» ряда районов и зарастание бывших сельскохозяйственных земель лесом. Кроме того, было замечено, что нарушение баланса генотипов в насаждениях карельской березы обусловливает, по-видимому, снижение жизнеспособности не только особей, но и популяций в целом.

Несмотря на почти 100-летний период изучения карельской березы, существующие к настоящему времени гипотезы о происхождении карельской березы и механизмах образования узорчатой древесины не объяснили пока в полной мере причин и факторов, ее обуславливающих. Вместе с тем, многочисленные физиолого-биохимические и селекционно-генетические исследования, проводимые в последние 20–30 лет, опровергли высказанные ранее предположения о патологическом или инфекционном происхождении карельской березы и выдвинули на первый план гипотезы генетического характера.

Нами на основании более чем 30-летних морфо-физиологических, биохимических и селекционно-генетических исследований сформулирована гипотеза эколого-генетического происхождения карельской березы (Ветчинникова, 2005). Согласно которой происхождение карельской березы носит вероятностный характер и связано как с природно-климатическими условиями произрастания, так и с генетическими особенностями пыльцы, участвующей в опылении. Именно в силу этих причин ареал карельской березы является ограниченным и прерывистым. Основной причиной, которая предопределила ее появление, следует, на наш взгляд, считать возможность гибридизации основных видов – березы повислой с березой пушистой (или их гибридов), произрастающих в условиях северо-запада Европы, а предпосылками этого явилось их совместное произрастание и отсутствие между ними фенологической изоляции (которая имеет место лишь в отдельные годы). На основании предварительных данных молекулярного маркирования генома, выявлено генетическое сходство карельской березы как с березой повислой, так и с березой пушистой. На количественное соотношение узорчатых и безузорчатых особей у карельской березы большое влияние оказывает панмиксия и способ опыления. Разведение карельской березы, а также мониторинг природных популяций этой породы показывают, что процесс формирования узорчатой текстуры древесины определяется уровнем экспрессии генов, т. е. появление карельской березы находится под генетическим контролем, а степень проявления насыщенности рисунка – с условиями ее произрастания, главным образом, интенсивностью освещенности.

Таким образом, на основании более чем 30-летних исследований выявлена антропогенная трансформация насаждений карельской березы, которая выражается в уменьшении численности деревьев, сокращении объема природных популяций до полного их исчезновения на некоторых территориях, изменении габитуса растений с древовидного на кустовидный и т. д. Ускорению этих процессов способствовали ее некоторые биологические особенности (короткий жизненный цикл до 50–60 лет, низкая конкурентоспособность по сравнению с другими древесными породами и т. п.), а также антропогенное воздействие (браконьерские рубки, лесохозяйственные мероприятия и т. д.). Следствием наблюдаемых процессов может быть полное исчезновение карельской березы, обладающей оригинальной узорчатой текстурой древесины. Все более очевидной становится необходимость принятия срочных мер по сохранению и восстановлению ее генофонда. Для этого следует использовать как традиционные методы размножения (гибридизация, прививки), так и нетрадиционные с использованием инновационных технологий (клональное микроразмножение), что имеет огромное значение для сохранения и восстановления генофонда карельской березы, находящейся под угрозой исчезновения.

Литература

Белоусова Н.А. Лесные и ботанические заказники Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 1992. С. 71–81.

Ветчинникова Л.В. Карельская береза и другие редкие представители рода *Betula* L. М. Наука. 2005. 269 с.

Сакс К.А., Бандер В.А. Выращивание карельской березы в Латвийской ССР // Научн.тр. Укр. с.-х. акад. 1971 (1972). Вып. 65. С. 128–129.

Смирнов А.Д. Результаты инвентаризации карельской березы // Труды Петрозаводской лесной опытной станции. 1972. Вып. 2. С. 81–83.

Соколов Н.О. Карельская береза. Л., 1959а. 36 с.

Хохлова Т.Ю., Антипин В.К., Токарев П.Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск: Кар НЦ РАН. 2000. 312 с.

Raulo J., Siren G. Neljan visakoivikon paatehakkuun tuotos ja tuotto // Silva Fennica. 1978. Vol. 12, N 4. P. 245–252.

Ryynanen L. Cloning of *Betula pendula* and *Betula pubescens* by means of tissue culture // Bulletins of Finnish Forest Research Institute. 1988. N 304. P. 24–30.

Scholz E. Die vegetative Vermehrung der Braunmaserbirke // Forst und Jagdz. Sondern. «Forstl. Samenplantagen». II. 1960. S. 52–55.

СЫРЬЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОСОБЕЙ *PHLOJODICARPUS SIBIRICUS* (STEPH. EX SPRENG.) K.-POL. (СЕМ. *APIACEAE*) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Гилева М.В.

Чита, Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет

Вздутоплодник сибирский – *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. (сем. *Apiaceae*) – является официальным лекарственным растением, кумарины корней которого используется для производства препарата «фловерин», обладающего спазмолитическими свойствами при заболеваниях сердечно-сосудистой системы (Гос. Реестр.., 1998; Машковский, 2000).

Phlojodicarpus sibiricus имеет дизъюнктивный ареал сибирско-монгольского типа, охватывающий горностепные районы Южной Сибири и северной части Монголии (Атлас.., 1976; Грубов, 1982; Дикорастущие.., 1985). В России он состоит из трех фрагментов: даурского, селенгинского и байкальского. Кроме того, изолированные участки ареала отмечены в Якутии, Красноярском крае, Иркутской и крайнем западе Амурской области (Пименов.., 1976). Наиболее крупная часть ареала (даурский фрагмент) расположена на юго-востоке Забайкалья (в Читинской области).

В литературе приводятся данные о возможных запасах сырья *Ph. sibiricus* в Читинской области (Пименов, 1976; Атлас.., 1976). Как правило, описываются популяции в составе нителистниковых степей с дальней экстраполяцией полученных данных на территорию их распространения. Нителистниковые степи в Восточном Забайкалье занимают достаточно большие площади. Однако, *Ph. sibiricus* входит в число только некоторых из них. В результате этого литературные данные о запасах сырья вида в Читинской области оказываются очень сильно завышенными.

Изучение сырьевой продуктивности *Ph. sibiricus* проводилось в течение 1995–2007 гг. в Агинском, Балейском, Борзинском, Могойтуйском, Нерчинском, Оловяннинском, Ононском, Читинском районах Читинской области. Все наблюдения и исследования проводились на 50 ценопопуляциях расположенных на различных по экспозиции и высоте склонах гор, равнинных участках, а также входящих в состав разных фитоценозов. Содоминантом исследованный вид является во вздутоплодниково-литвиновотипчаковых, вздутоплодниково-нителистниковых и вздутоплодниково – осоковых степях (Гилева, 2000). Однако площади таких степей в Восточном Забайкалье очень ограничены. В пределах Калганского района они составляют – 20,5 га (Дулепова, 1993), Оловяннинского района – 2,34 га, Могойтуйского – 0,28 га и Нерчинского – 0,19 га. В Ононском районе основные промышленные заросли в. сибирского располагаются на особо охраняемой природной территории – памятника природы Адун-Чолон, поэтому заготовки сырья здесь недопустимы.

Плотность запаса или урожайность сырья[*] является исходным показателем для ресурсоведческой характеристики, определяющей хозяйственную ценность популяций и лежащих в основе разработки рациональных способов их эксплуатации. По этому показателю обследованные нами ценопопуляции оказались неоднородными. Большинство ценопопуляций имеют невысокую плотность особей (в среднем не превышающей 0,5–1 экз./м^2). Наибольшая плотность товарных особей *Ph. sibiricus* составила 11,1±0,3 экз./м^2 (Агинский район). Средняя фитомасса корня одной особи *Ph. sibiricus* составила в 24,85 г. с минимумом 9,5 г, максимумом – 40,5 г. Фитомасса корня *Ph. sibiricus* в большой степени зависит от возрастного состояния особи (табл.).

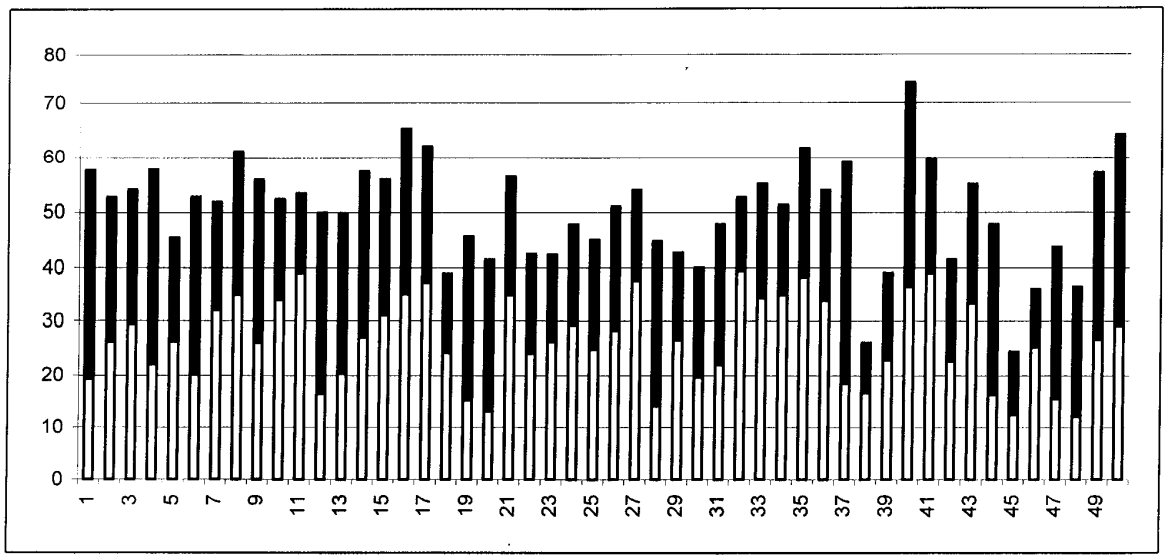
Средняя фитомасса корня товарных экземпляров *Phlojodicarpus sibiricus* различных возрастных состояний в изученных ценопопуляциях

Возрастные состояния	Фитомасса корня (г)	Выход возушно-сухого сырья, %
v	15±2	18,5
g_1	19±3	31,2
g_2	27±5	46,2
g_3	35±5	46,3

[*] Под сырьем в данном случае мы понимаем каудекс и части корней размером 10 см.

Из данных таблицы видно, что наибольшая фитомасса корня соответствует средневозрастному и старому генеративному состоянию. Различия в фитомассе между ними лежат в пределах ошибки. Минимальная фитомасса корня товарного экземпляра принадлежит взрослым вегетативным растениям. От взрослых вегетативных к старым генеративным особям возрастает процент выхода сухого сырья, достигая максимума в средневозрастном и старом генеративном состоянии. Исходя из полученных данных, к ценным в ресурсоведческом отношении особям в. сибирского мы относим растения репродуктивной группы – средневозрастные и старые генеративные, характеризующиеся максимальной массой подземных органов и сухих веществ.

В большинстве исследованных ценопопуляций нами отмечена отрицательная корреляция между величинами средней фитомассы листьев и корней растения. Как видно на рисунке, отношение массы листьев и корней особи составляет в основном 1 : 3. Такое распределение общей массы наблюдается в 86% исследованных ценопопуляций (в 14% популяций соотношение близко к 1 : 1).



Соотношение средней массы корня и листьев средневозрастных генеративных особей Phlodicarpus sibiricus в исследованных ценопопуляциях.
По оси абцисс – номера ценопопуляций, по оси ординат – масса (г): ■ масса корня, □ масса листьев

Минимальной фитомассе листьев особи *Ph. sibiricus* соответствует максимальная масса корней. Особенно рельефно эта закономерность проявляется в популяциях, расположенных на вершинах сопок или верхних частях склонов. На основании полученных результатов можно сделать предположение, что с увеличением высоты мест произрастания *Ph. sibiricus* корневая система более сильно развита по своей фитомассе. Приуроченность же формирования максимальной фитомассы корня к определенному фитоценозу нами не обнаружена.

Урожайность лекарственного сырья популяций варьирует в больших пределах. Она зависит от обилия вида, в меньшей степени – от массы корня особи. Наибольшая урожайность *Ph. sibiricus* составляет 175±61 г/м^2 в популяции, находящейся на пологом участке вздутоплодниково-красоднево-нителистниковой степи. Близкие к максимальной показатели урожайности – 130±54 г/м^2 и 112±37 г/м^2 наблюдались в популяции, расположенной в подножие северо-западного склона в составе ковыльно-осоковой степи и в популяции со сходным положением, но в составе полидоминантной разнотравной степи соответственно. Минимальная урожайность колебалась от 7±3 до 9±4 г/м^2, корелляции урожайности с характером фитоценоза и расположением на разных частях склонов нами не обнаружены.

Таким образом, сырьевая фитомасса в основном зависит от возрастного состояния особей и в меньшей степени от состава ассоциации. С увеличением высоты произрастания корневая система более сильно развита по фитомассе. Отношение фитомассы листьев и сырьевой части особи составляет в среднем 1:3. Регламентированные заготовки сырья *Ph. sibiricus* целесообразно проводить только в тех сообществах, где он является содоминантом, имеет высокую численность товарных экземпляров (5–10 экз./м^2) с преобладанием средневозрастных и старых генеративных особей в ценопопуляции.

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1976. 340 с.

Гилева М.В. Эколого-биологические особенности вздутоплодника сибирского / Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Материалы международной конференции. Чита, 2000. С. 77–79.

Государственный реестр лекарственных средств. 1998. 1004 с.
Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. М., 1982. 443 с.
Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной республики. Л., 1985. 236 с.
Дулепова Б.И. Степи горной лесостепи и их динамика. Чита, 1993. 296 с.
Машковский М.Д. Лекарственные средства: В 2 т. М., 2000. Т. 1. 544 с.; Т. 2. 590 с.
Пименов М.Г. и др. Запасы сырья вздутоплодника сибирского в Юго-восточном Забайкалье / М.Г. Пименов, Л.С. Демидова, М.Е. Пименова, Л.И. Сдобнина // Растит. ресурсы. 1976. Т. 12. Вып. 3. С. 329–339.

ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ ЭКОТОКСИКАНТОВ В СЫРЬЕ КРАПИВЫ ДВУДОМНОЙ

Гравель И.В.[1], Яковлев Г.П.[2]

[1]*Москва, Московская медицинская академия им. И.М. Сеченова*
[2]*Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия*

В результате техногенного загрязнения окружающей среды произошли изменения экологических условий во многих районах промышленных заготовок сырья дикорастущих лекарственных растений. Проведенные ранее исследования показали способность лекарственных растений накапливать различные концентрации экотоксикантов. К числу наиболее опасных относятся тяжелые металлы и пестициды. Это обуславливает необходимость проведения на современном уровне оценки качества сырья лекарственных растений с учетом не только традиционных фармакопейных показателей, но и требований экологической чистоты (Листов и др., 1990). Особенно актуальны подобного рода исследования для районов, имеющих достаточную сырьевую базу лекарственных растений, но в силу различных причин оказавшихся под интенсивным антропогенным воздействием. С тех пор, как в лекарственных растениях обнаружены экотоксиканты (тяжелые металлы, пестициды, радионуклиды и др.), они стали предметом всесторонних экологических исследований. Однако публикации, касающиеся особенностей совместного накопления в сырье токсикантов разных групп, пока в научной литературе сравнительно редки.

Крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) – многолетнее травянистое растение семейства *Urticaceae*. В качестве лекарственного растительного сырья у нее заготавливают листья во время цветения растения. Листья обладают различными терапевтическими эффектами, основными из которых являются кровоостанавливающий, противовоспалительный и нормализующий обмен веществ (Пастушенков, Лесиовская, 1991). В медицине листья крапивы и фитопрепараты на их основе применяются при кровотечениях, анемии, болях в суставах и других заболеваниях.

Цель настоящего исследования – изучить содержание тяжелых металлов в сырье крапивы двудомной.

Объектами исследования были образцы листьев крапивы и почв из мест заготовок сырья, собранные в 1992–2000 гг. на территории Алтайского края, который располагает значительной сырьевой базой лекарственных растений. С другой стороны, антропогенная нагрузка и близость Семипалатинского полигона этого предполагают изменения экологических условий в крае.

Изучали листья крапивы, собранные в условиях естественных фитоценозов, удаленных от крупных автомобильных дорог и промышленных предприятий. Внешние признаки влияний загрязнения окружающей среды на растения (изменения окраски, размеров, формы вегетативных органов) отсутствовали. Сбор образцов растительного сырья проводили в период максимального накопления растением действующих веществ. Заготовку сырья проводили согласно общепринятых правил (Правила.., 1985) с зарослей, расположенных на открытых участках, в сухую солнечную погоду (Унифицированные.., 1986).

Образцы почв в местах произрастания брали из верхних горизонтов, где расположены корни растений согласно общепринятой методике (Унифицированные.., 1986). Из смешанного образца отбирали пробу для анализа на тяжелые металлы массой 50 г. Перед анализом пробы дополнительно измельчали до размера частиц 0,1 мм.

В объектах исследования определяли содержание 14 тяжелых металлов (свинца, кадмия, ртути, цинка, меди, марганца, кобальта, хрома, цезия, стронция, алюминия, железа, никеля, бериллия), хлорорганических пестицидов (α-, β- и γ-изомеров гексахлорциклогексана, гексахлорбензола, ДДТ (дихлордифенилтрихлорметилметана) и его метаболитов – дихлордифенилхлорэтилена (ДДЕ) и дихлордифенилдихлорметилметана (ДДД) и полихлорбифенилов.

Определение содержания тяжелых металлов проводили пламенным и электротермическим вариантами атомно-абсорбционной спектроскопии с предварительной подготовкой проб методом «сухой» минерализации (Методические.., 1992). «Сухую» минерализацию образцов сырья, сборов и БАД проводили в фарфоровых тиглях. Точную навеску сырья (около 2,5 г) помещали в тигель, ставили в муфельную печь. Озоление образцов проводили постепенно, поднимая температуру печи на 50°С (во избежания воспламенения) до 480°С, выдерживали до полного озоления образца. После охлаждения пробу переносили во фторопластовый стаканчик,

заливали 5 мл азотной кислоты и оставляли на ночь. Затем нагревали пробу и упаривали до сухого остатка, после чего добавляли 1 мл фтористоводородной кислоты концентрированной и при сильном нагреве упаривали досуха. Остаток охлаждали и обрабатывали 10 мл разведенной соляной кислоты (1:1) и выпаривали до влажных солей. Раствор доводили 2,5% хлористоводородной кислотой до объема 10 мл.

Пробоподготовку почв проводили методом «сухой» минерализации. Для анализа точную навеску около 1 г насыпали в фарфоровый тигель, помещали в муфельную печь и озоляли 2,5–3 часа при температуре 480°С. Затем озоленный материал переносили во фторопластовые чашки, заливали 10 мл фтористоводородной кислоты концентрированной и оставляли на ночь. Нагревали полученные растворы до теплого состояния, добавляли 5 мл азотной кислоты концентрированной и упаривали до сухого остатка. Затем пробу еще раз обрабатывали 10 мл фтористоводородной кислоты и 2 мл хлорной кислоты концентрированной и упаривали досуха при сильном нагреве до прекращения выделения паров хлорной кислоты, после чего охлаждали. Сухой остаток растворяли в 2 мл хлорной кислоты концентрированной и выпаривали до образования сухих солей. Остаток растворяли в 10 мл разведенной соляной кислоты (1:1) и упаривали до влажных солей. Полученный остаток растворяли и доводили 2,5% соляной кислотой до объема 25 мл.

Содержание хлорорганических пестицидов и полихлорбифенилов в образцах сырья определяли методами газожидкостной капиллярной хроматографии и хромато-масс-спектрометрии (Методы.., 1983) с использованием газового хроматографа HP 5890A с масс-селективным детектором HP 5972A, автосамплера и системы обработки данных *ChemStation*; на базе персонального компьютера *HP Vectra* фирмы *«Hewlett- Packard»* и стандартных веществ (ГСО состава α-ГХЦГ, γ-ГХЦГ, ГХБ, ДДТ, ДДЕ и «Совола» (ПХБ), а также внутренних стандартов (4,4'-дибромбифенила и 9,10-диметилфентантрена). Для оценки содержания экотоксикантов использованы валидированные методики.

Результаты анализа показали (табл. 1), что концентрации эссенциальных и условно эссенциальных элементов-металлов в почвах убывали в ряду: Fe→Mn→Zn→Cr→ Ni → Cu →Co. Для потенциально-токсичных и токсичных металлов убывающий ряд составили: Al→Sr→Pb→Cs→Be→Cd→Hg. Эти концентрации не превышали ПДК указанных металлов для почв.

В сырье содержание эссенциальных и условно эссенциальных элементов-металлов металлов уменьшалось в ряду: Fe→Mn→Zn→Cu→Cr→Ni→Co. Содержание потенциально токсичных и токсичных металлов в листьях крапивы снижалось в ряду: Al→Sr→Pb→Cd→Cs→Be→Hg. Высокое содержание стронция обусловлено, очевидно, прежде всего биологическими особенностями вида нежели связано с экологическими причинами. Концентрации остальных металлов находились в пределах среднего содержания в растениях и не противоречили законам накопления микроэлементов в растениях.

Среднее содержание токсичных металлов не превышало предельно допустимых уровней для овощей и фруктов (Гигиенические.., 2007).

Таблица 1

Содержание тяжелых металлов в почвах и сырье крапивы двудомной (в мкг/г)

Металлы	Содержание, мкг/г		КБП
	почва	сырье	
Fe	27200±400	234,6±19,2	0,009
Cu	21,59±1,53	5,53±0,23	0,26
Zn	67,34±1,76	19,19±1,12	0,28
Mn	609,83±8,27	71,36±7,65	0,12
Cr	57,78±1,08	1,48±0,13	0,03
Co	12,54±1,50	0,39±0,06	0,03
Ni	28,29±2,10	1,06±0,11	0,04
Sr	136,18±30,70	283,97±29,34	2,09
Cs	3,08±0,50	0,02±0,001	0,006
Pb	16,46±0,48	0,28±0,02	0,02
Cd	0,21±0,01	0,026±0,005	0,12
Hg	0,021±0,002	0,017±0,002	0,81
Be	1,97±0,40	0,013±0,001	0,007
Al	905000±1400	476,6±41,08	0,001

Примечание: КБП – коэффициенты биологического накопления.

Концентрации хлорорганических пестицидов и полихлорбифенилов в листьях крапивы были существенно ниже по сравнению с тяжелыми металлами (табл. 2). В наибольших концентрациях в листьях крапивы обнаружены γ-гексахлорциклогексан и полихлорбифенилы. ДДТ и его метаболит ДДД, а также α- и β- изомеры гексахлорциклогексана в сырье не найдены. Обнаруженные концентрации пестицидов были значительно ниже допустимых уровней для овощей и фруктов (Гигиенические.., 2007).

Таблица 2

Среднее содержание хлорорганических пестицидов и полихлорбифенилов в почвах и траве чабреца (в нг/г)

Токсиканты	Содержание, нг/г		КБП
	почва	сырье	
γ-гексахлорциклогексан	0,36±0,03	2,19±0,23	6,08
ДДЕ	0,46±0,05	0,91 ±0,10	1,98
гексахлорбензол	0,07±0,003	2,52±0,22	36,00
полихлорбифенилы	0,59±0,05	8,95±0,86	15,17

Примечание: КБП – коэффициенты биологического накопления.

Определение фармакопейных показателей качества листьев крапивы обнаружило в исследованных образцах: влажность 8,67±0,63%; золы общей 15,40±0,23%, золы нерастворимой в 10% соляной кислоте 1,54±0,05%, которые полностью соответствовали требованиям нормативной документации (Государственная.., 1990). Содержание в сырье экстрактивных веществ, извлекаемых 70% спиртом, составило 31,72±0,35%.

Расчет коэффициентов биологического поглощения показал, что накопление из почв листьями крапивы большинства металлов достаточно низкое (КБП <0,12). Средне поглощаются растением из почв с разной степенью активности Cu, Zn и Hg (0,26<КБП<0,81). Концентрируется в листьях крапивы Sr, что следует учитывать при заготовках этого вида лекарственного растительного сырья.

Из числа хлорорганических пестицидов и полихлорбифенилов в листьях крапивы концентрировались в большей степени гексахлорбензол и полихлорбифенилы (КБП>15), в меньшей степени – γ-гексахлорциклогексан и ДДЕ (2<КБП<6).

Таким образом, листья крапивы, собранные в Алтайском крае, соответствовали фармакопейным требованиям, но при этом концентрировали стронций, гексахлорбензол и полихлорбифенилы, в меньшей степени – γ-гексахлорциклогексан и ДДЕ. Способность накапливать эти токсиканты следует учитывать при проведении заготовок этого вида лекарственного растительного сырья. Кроме того, полученные результаты указывают на необходимость нормирования содержания экотоксикантов в сырье лекарственных растений наряду с другими фармакопейными показателями.

Литература

Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. СанПин 2.3.2.2227 – 07. М., 2007. 261 с.

Государственная Фармакопея СССР. XI изд. Вып. 2. М., 1990. 400 с.

Листов С.А., Чуппин А.В., Арзамасцев А.П. и др. Антропогенное воздействие на лекарственные растения (современное состояние проблемы): Докл. Всесоюз. науч. -метод. центра по микроэлементному анализу лекарств. средств и раст. сырья МЗ СССР. М., 1990. 106 с.

Методические указания по атомно-абсорбционным методам определения токсичных элементов в пищевых продуктах и пищевом сырье. Государственный комитет санэпиднадзора РФ. М., 1992. 35 с.

Методы определения микроколичеств пестицидов в продуктах питания, кормах и внешней среде: Справочное издание / Под ред. М.А. Клисенко. М., 1983. 64 с.

Пастушенков Л.В., Лесиовская Е.Е. Растения-антигипоксанты (фитотерапия). СПб., 1991. 95 с.

Правила сбора и сушки лекарственных растений / Отв. ред. А.И. Шретер М., 1985. 328 с.

Унифицированные методы мониторинга фонового загрязнения природной среды / Под ред. Ф.Я. Ровинского. М., 1986. 179 с.

ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ И РЕСУРСЫ *SORBUS AUCUPARIA* В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Егошина Т.Л.

Киров, ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова РАСХН

Рациональное использование растительных ресурсов базируется на комплексном изучении экологии и биологии, дикорастущих видов растений, особенностей плодоношения популяций. Значительная вариабельность ресурсных показателей видов в пределах ареала определяет необходимость сбора данных и проведения полевых исследований в разных географических условиях и административных регионах.

Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) – повсеместно распространенное в лесной зоне Европейской части России. Плоды рябины используются в качестве пищевого и лекарственного сырья, являются традиционным объектом заготовок.

Исследования проводили с 1980 по 2007 гг. на стационарных пробных площадях, расположенных в Верхнекамском, Даровском, Котельническом, Слободском и Зуевском районах Кировской обл. Кроме того, ежегодно проводили учет цветения и плодоношения рябины на временных пробных площадях и маршрутах, которые были заложены во всех растительных подзонах региона в фитоценозах, оптимальных для вида. Ресурсы выявляли методом ключевых участков (n = 340) с последующей экстраполяцией полученных данных.

Обильное плодоношение рябины в условиях Кировской области отмечено на вырубках, гарях и пойменных низкополнотных (0,2–0,4) сырых лесах, где рябина приурочена к рединам, опушкам, окнам в пологе леса. В северной части области рябина на вырубках встречается редко и распространена в основном по пойменным комплексам.

Выход ягод из цветков, составляет при хорошей погоде 0,7–0,75; при средних условиях цветения – 0,5–0,6; при плохих условиях (холодная дождливая погода или засушливая жаркая) – 0,1–0,3. Наиболее отрицательно на плодоношение рябины влияют поздневесенние заморозки и недостаток влаги в период цветения и созревания плодов. Заморозки ниже – 2°С могут погубить до 50% цветков рябины на вырубках. Подсчет в начале массового созревания сформировавшихся до нормальной величины, но затем погибших по разным причинам ягод показал, что в разные годы и в разных типах местообитаний до 35% плодов повреждается грибными заболеваниями.

Таблица 1

Урожайность ягод *Sorbus aucuparia* L. в различных растительных подзонах и фитоценозах Кировской области в годы различной интенсивности плодоношения, кг/га, (min – max / средняя)

Тип фитоценоза	Вырубки			Лесные фитоценозы		
Интенсивность плодоношения	слабая	средняя	хорошая	слабая	средняя	хорошая
Средняя тайга	20 – 60 30,7 ± 3,8	40 – 60 50,0 ± 6,5	90 – 100 98,6 ± 13,8	10 – 35 25,7 ± 3,8	60 – 80 70,0 ± 6,8	100 – 120 114,3 ± 10,8
Южная тайга	30 – 50 33,9 ± 3,7	50 – 100 56,6 ± 7,6	70 – 113 92,3 ± 12,6	20 – 40 27,6 ± 3,2	49 – 70 58,3 ± 6,9	80 – 140 110,1 ± 14,1
Хвойно-широколиственные леса	20 – 50 36,4 ±4,3	40 – 90 64,5 ± 7,1	60 – 100 83,6 ± 10,4	20 – 40 30,0 ± 3,6	40 – 60 56,3 ± 6,5	60 – 100 78,8 ± 8,2

Рябина характеризуется нестабильным плодоношением. Урожайность рябины варьирует в зависимости от подзоны и типа фитоценоза. Наибольшей средней урожайностью на всей территории области характеризуются лесные фитоценозы средней и южной тайги (см. табл. 1) (114,3 ± 10,8 кг/га и 110,1 ± 14,1 кг/га соответственно). Средние значения величин урожайности рябины в лесных фитоценозах южной и средней тайги в годы хорошего плодоношения достоверно не отличаются ($P > 0,05$). В годы средней интенсивности плодоношения наиболее урожайны эти же фитоценозы, их урожайность составляет соответственно 70,0 ± 6,8 кг/га и 58,3 ± 6,9 кг/га, достоверно отличаясь при принятом уровне значимости. При слабой интенсивности плодоношения урожайность рябины близка во всех подзонах и типах фитозенозов и колеблется от 25,7 ± 3,8 кг/га в лесных фитоценозах средней тайги до 36,4 ±4,3 кг/га на вырубках хвойно-широколиственных лесов.На отдельных незначительных по площади густых зарослях рябины урожайность плодов в благоприятные годы может достигать 600–1000 кг/га.

Приведенные данные хорошо согласуются с материалами, полученными другими исследователями в Кировской области. Так, по сведениям Л.К. Раус (1972), урожайность рябины в пойменных комплексах Кировской области в 1966–1970 гг. составляла при слабом плодоношении 20 кг/га, при среднем – 60 кг/га, при обильном – 120 кг/га, по сведениям Ф.А. Александрова (1972), полученным в этот же период, в ельнике- зеленомошнике средняя урожайность рябины составляла 48,5 кг/га, на старых вырубках ельника-зеленомошника – 68,3–172,4 кг/га. Нередко урожай рябины различен в различных условиях местообитания. Так, в 1973 г., когда повсеместно в области на зарастающих вырубках рябина плодоносила очень слабо, в пойменных комплексах ее урожайность превышала 100 кг/га. В 1975 и 2004 гг. на вырубках и в пойменных комплексах отмечался неурожай, лишь в населенных пунктах рябина хорошо плодоносила.

Имеющиеся в литературе данные по урожайности рябины в прилегающих к Кировской области регионах близки к таковым для Кировской области. По данным И.И. Грома (1967), средняя урожайность рябины в северных районах Республики Коми в ельниках-черничниках (при полноте 0,5) составляет 45кг/га, в березовых лесах – 187 кг/га, в осиновых – 80 кг/га, на вырубках – 640 кг/га, на лугах – 1340 кг/га. В Республике Марий Эл урожайность рябины увеличивается с увеличением богатства и увлажнения почв и достигает максимума в сосняках и березняках и осинниках липовых на суглинистых почвах, составляя 35 кг/га и 60–80 кг/га соответственно и на вырубках 15–18 лет – 300–400 кг/га при колебаниях от 14 до 2674 кг/га (Данилов, 1972). На открытых плотных зарослях урожайность рябины может достигать по сведениям М.Д. Данилова (1972) 500–1000 кг/га. А.А. Скрябина (1978) дает среднюю многолетнюю урожайность рябины на

зарастающих вырубках Республики Марий Эл и Нижегородской области – 75 кг/га. В удаленных от региона исследования территориях также отмечаются близкие значения урожайности рябины. Например, в Брянской области (Кочегарова, 1988) урожайность рябины колеблется от 7,0–10,4 кг/га в ельниках до 106,2–268,2 в сосняках черничных и сложных. В Пермской области (Олешко и др., 1987) отмечаются значительно более высокие показатели урожайности: 99–950 кг/га в редколесьях, 351–1176 кг/га – по обочинам дорог, 460–1304 кг/га – на вырубках. В Томской области средняя урожайность рябины, по сведениям Д.А. Плотникова и А.С. Шмидта (1988), составляет 450 кг/га, а на зарастающих вырубках и гарях – 1500 кг/га. Максимальные урожаи рябины на территории нашей страны отмечены в Карелии на землях бывших сельхозугодий – 1000–2500 кг/га (Кучко и др., 1982). Вероятно, столь высокие значения урожайности обусловлены проведением учетных работ в годы обильного плодоношения вида в оптимальных для плодоношения угодьях, где велика численность особей рябины.

Рябина, по сравнению с другими дикорастущими плодово-ягодными растениями региона исследований, характеризуется более неустойчивым плодоношением, 40% лет (14 из 35 лет наблюдений) были слабоурожайными, 31% – среднеурожайными, 29% – высокоурожайными.

В средней тайге, где рябина распространена менее широко, чем в южной тайге и хвойно-широколиственных лесах, рябина плодоносит наиболее неравномерно (15–17 раз урожай оценивался в 1,0–2,9 балла, 10–11 раз – в 3,0–4,0 балла). В южнотаежных и хвойно-широколиственных лесах рябина плодоносит более равномерно. Урожайные и среднеурожайные годы повторялись здесь 17 раз. В целом по области наиболее урожайными были 1964 (4,0 балла), 1973 (4,0 балла), 1977 (4,0 балла), 1986 (4,4 балла), 1987 (4,0 балла), 1992 (4,2 балла), 1995 (4,5 балла), 2003 (5,0 балла) годы, наименее урожайными – 1963 (2,0 балла), 1965 (2,0 балла), 1968 (2,2 балла), 1972 (2,1 балла), 1983 (1,8 балла), 1993 (1,7 балла), 2004 (1,0 балла). Средний многолетний балл интенсивности плодоношения у рябины составляет 3,0 и несколько увеличивается в области с севера на юг. Периодичность плодоношения у рябины не выявлена.

Динамика плодоношения рябины в России характеризуется значительной географической изменчивостью и отличается от выявленной на территории Кировской области. Например, в Республике Марий Эл, как установлено М.Д. Даниловым (1972), в период с 1959 по 1969 гг. соотношение высокоурожайных, среднеурожайных и слабоурожайных было примерно одинаковым (около 33%). В Республике Карелия в период с 1960 по 1978 гг. соотношение высокоурожайных, среднеурожайных и слабоурожайных лет составило по данным А.А. Кучко и др. (1982) 32:47:21, по данным В.Ф. Морозова и М.Б. Пукинской (1980) – 53:16:32, в Мурманской области – 39: 11: 50, в Ленинградской и Псковской – 42: 16: 42, в Новгородской – 42: 26: 32. Анализируя литературные материалы и результаты личных наблюдений автора, можно заключить, что количество слабоурожайных лет у рябины увеличивается при продвижении от севера к средней части ареала. Среднемноголетний балл интенсивности плодоношения рябины в различных регионах также изменяется от 2,9 до 3,3 балла.

Площадь рябиновых угодий в Кировской области составляет 201,8 тыс. га. Они почти поровну распределены между подзонами средней (50% общей площади угодий) и южной тайги (46% общей площади угодий). Доля рябиновых угодий в подзоне хвойно-широколиственных лесов незначительна (4% общей площади угодий). Ягодоносная площадь составляет 15,1 тыс. га. Основные ягодоносные площади рябины сосредоточены также в подзонах средней (47%) и южной тайги (47%). Минимальна (6%) площадь рябинников в подзоне хвойно-широколиственных лесов (табл. 2).

Таблица 2

Ягодоносная площадь и запасы плодов *Sorbus aucuparia* L. в различных подзонах Кировской области

Подзона	Площадь угодий, тыс. га	Ягодоносная площадь, тыс. га	Биологический запас, т min – max /средний	Эксплуатационный запас, т
Средняя тайга	100,2	7,1	$\frac{185,5 – 754,4}{432,3}$	167,6
Южная тайга	92,9	7,1	$\frac{178,4 – 722,0}{392,8}$	186,6
Хвойно-широколиственные леса	8,7	0,9	$\frac{17,5 – 75,0}{33,9}$	33,9
Итого	201,8	15,1	876,1	388,1

Биологический запас рябины в области колеблется от 393,6 до 1551,4 т, составляя в среднем 876,1 т. Более половины величины биологического запаса плодов малины сосредоточено в подзоне северной тайги (49%) (см. табл. 2), несколько меньше – в южной тайге (45%), лишь 6% – в хвойно-широколиственных лесах.

Биологический запас рябины в Кировской области невелик и не превышает таковой в некоторых соседних регионах. Например, в Марийской АССР биологический запас рябины составляет около 1500 т (Скрябина, 1978), в восточных и юго-восточных районах Пермской области – 212,6 т (Олешко и др., 1987),

в северных – 221,0 т (Харитонова и др., 1983), на всей территории области – 10087,5 т, в горно-таежной части Челябинской области – 30,9 т (Олешко и др., 1989).

Анализ динамики величины биологического запаса показал, что в последнее десятилетие площади зарослей и биологический запас рябины на территории Кировской области увеличивается.

Литература

Александров Ф.А. Урожайность дикорастущих ягод в некоторых районах Кировской области // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 82–84.

Гром И.И. Урожайность дикорастущих ягодников в северных районах Коми АССР // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 2. С. 193–198.

Данилов М.Д. Учет и прогнозирование урожая плодов рябины обыкновенной в Среднем Поволжье // Раст. ресурсы. 1972. Т. 8. Вып. 2. С. 208–217.

Колупаева К.Г. Динамика урожайности лесных ягодных и плодовых растений Кировской области // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 1. С. 139–145.

Колупаева К.Г., Сенникова Л.С., Скрябина А.А. Влияние эколого-фитоценотических факторов на урожайность и заготовки грибов и ягод // Промысловая оценка и освоение биологических ресурсов. Киров, 1988. С. 85–94.

Кочегарова Н.Л. Изменчивость урожайности плодов *Sorbus aucuparia* L. (Брянская область) // Раст. ресурсы. 1988. Т. 24. Вып. 3. С. 383–391.

Кучко А.А., Саковец В.И., Белоногова Т.И. Урожайность *Sorbus aucuparia* L. в южной Карелии // Раст. ресурсы. 1982. Т. 18. Вып. 2. С. 202–207.

Морозов В.Ф., Пукинская М.Б. Динамика урожая рябины на Северо-Западе СССР в 1960–1978 гг. // Дикорастущие ягодные растения СССР. Петрозаводск, 1980. С. 115–116.

Олешко Г.И., Просовский М.А., Белоногова В.Д. Запасы сырья дикорастущих лекарственных растений в восточных и юго-восточных районах Пермской области // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 3. С. 319–325.

Плотников Д.А., Шмидт А.С. Запасы дикорастущих лекарственных, ягодных и плодовых растений в Парабельском районе Томской области // Раст. ресурсы. 1988. Т. 24. Вып. 2. С. 177–182.

Раус Л.К. Продуктивность дикорастущих ягодников Кировской области и вопросы их эксплуатации // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 80–82.

Скрябина А.А. Ресурсы дикорастущих ягод и съедобных грибов Горьковской области и Марийской АССР // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 1. С. 13–20.

Харитонова Н.П., Печерская Л.Г., Макарова Л.С., Именова Е.Ф. Рациональное использование и охрана запасов лекарственных растений северных районов Пермской области // Раст. ресурсы. 1983. Т. 19. Вып. 2. С. 192–198.

ИЗУЧЕНИЕ ТЕРПЕНОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ПУСТЫРНИКА ЯПОНСКОГО

Зиэп Т.Т. Нго, Жохова Е.В., Буданцев А.Л.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия

Трава пустырника японского (*Leonurus japonicus* Houtt.) включена в фармакопеи Вьетнама и Китая и используется в народной медицине в качестве средства, нормализующего регулы, родовспомогательного и укрепляющего миометрий после родов. Настойка надземной части *L. japonicus* повышает тонус и усиливает сократительную активность миометрия аналогично действию спорыньи (Ðõ, 2004) и почти адекватно воздействию окситоцина (Yang et al., 2002). Из терпеноидных соединений в надземной части *L. japonicus*, кроме следов эфирного масла, содержатся дитерпеноиды лабданового и бис-спиролабданового типа, а также смесь фитостеролов (β-ситостерола со стигмастеролом) (Phan et al., 2005a, 2005b).

Целью нашего исследования явилось изучение количественного состава и динамики накопления терпеноидных соединений надземной части *L. japonicus*.

Объектами исследования послужили образцы надземной части *L. japonicus*, произрастающего на территории Вьетнама, Китая и культивируемого в Ленинградской области.

Для предварительного установления присутствия β-ситостерола использовали образцы надземной части *L. japonicus* из Северного Вьетнама. Проводили хроматографию хлороформного извлечения из сырья в тонком слое сорбента на пластинках «Sorbfil-ПТСХ-П-А-УФ» в трех системах растворителей: хлороформ, гексан-этилацетат 5:2, толуол-этилацетат-ацетон 15:5:2, в качестве свидетеля наносили на хроматограммы раствор достоверного образца β-ситостерола. Детектирование осуществляли, обрабатывая хроматографические пластинки кислотой серной концентрированной с последующим промыванием большим количеством воды и нагреванием в сушильном шкафу при температуре 100–110°С. При использовании всех трех систем на хроматограммах были обнаружены сходные пятна фиолетового цвета на уровне пятна стандартного β-ситостерола. Также отмечали наличие по крайней мере еще 3-х пятен, соответствующих различным стероидным и

тритерпеновым соединениям. Одно из них после проявления имело фиолетовую окраску, другие – розово-фиолетовую окраску.

Для определения количественного содержания β-ситостерола в сырье использовали метод денситометрии (Тулайкин, Вожева, 2005). Для этого точную навеску (около 0,5 г) измельченного сырья четырехкратно извлекали хлороформом на водяной бане с обратным холодильником; соотношение сырья и экстрагента – 1:40. Полученные извлечения объединяли, упаривали на водяной бане и доводили хлороформом до 5 мл (точный объем). Полученное хлороформное извлечение наносили микрошприцом на линию старта высокоэффективной хроматографической пластины «Sorbfil-ТСХ-АФ-В» по 4 и 10 мкл. Образцом сравнения служил нанесенный на эту же пластину стандартный раствор β-ситостерола (0,001025 г/мл) в количестве 0,5; 0,8; 1,0 мкл. Хроматографирование проводилось в насыщенной парами хлороформа хроматографической камере при комнатной температуре 20 °С. В качестве элюента использовали хлороформ. Проявление осуществляли путем погружения хроматограммы в кислоту серную концентрированную с последующим промыванием ее большим количеством воды и нагреванием в течение 10 минут при температуре 100 °С. β-ситостерол при этом проявлялся в начале в виде ярко-желтых пятен, которые постепенно бледнели, переходя сначала в фиолетовую, а затем – в бурую окраску. Количественное определение содержания вещества в образцах проводили на видеоденситометре «ДенСкан» («ЛенХром», Санкт-Петербург). Расчет содержания β-ситостерола (в %) проводили в пересчете на абсолютно-сухое сырье.

Определения проводили для каждого образца сырья в трехкратной повторности. Данные по количественному содержанию β-ситостерола в надземной части *L. japonicus,* собранной в разных местах произрастания и в разные фазы вегетации представлены в табл. 1.

Таблица 1

Содержание β-ситостерола в надземной части *Leonurus japonicus*

№	Место сбора	Фаза вегетации	Содержание β-ситостерола (%)
1	Ленинградская область	Активный рост	0,32 ± 0,04
2	Ленинградская область	Начало бутонизации	0,26 ± 0,03
3	Южный Китай	Начало бутонизации	0,21 ± 0,03
4	Северный Вьетнам	Начало бутонизации	0,20 ± 0,02
5	Южный Вьетнам	Массовое цветение	0,15 ± 0,01

Примечание: расчеты проводили в пересчете на абсолютное сухое сырье.

Полученные результаты свидетельствуют о высоком содержании β-ситостерола в надземной части *L. japonicus* по сравнению с другим объектом семейства *Lamiaceae*, изученным по этой же методике (*Galeobdolon luteum* – 0,05%) (Повыдыш, 2006).

Для разработки методики количественного определения суммы терпеноидов в надземной части *L. japonicus* использовали реакцию с ванилином и кислотой серной концентрированной. На регистрирующем спектрофотометре «Shimadzu UV 1240 mini» (Japan) снимали спектры окрашенных растворов. Максимум поглощения хлороформного извлечения после реакции с ванилином и кислотой серной концентрированной наблюдался при длине волны 535±5 нм. Аналогичный максимум наблюдается у продукта реакции β-ситостерола, что позволило использовать эту длину волны в качестве аналитической.

Точную навеску (около 0,5 г) измельченного сырья трехкратно извлекали хлороформом на водяной бане по 30 минут; соотношение сырья и экстрагента 1:30. Полученные извлечения собирали в мерной колбе емкостью 50 мл, доводили до метки хлороформом. 0,2 мл полученного извлечения переносили в пробирку, выпаривали на водяной бане до сухого остатка. К остатку добавляли 2 мл 1% раствора ванилина в кислоте уксусной ледяной, тщательно встряхивали и оставляли на 10 минут, затем добавляли струйно 2 мл кислоты серной концентрированной. Измерение оптической плотности проводили строго через 60 минут на спектрофотометре при длине волны 535 нм в кювете с толщиной слоя 10 мм. Приготовление раствора сравнения: к 2 мл 1% раствора ванилина в кислоте уксусной ледяной добавляли струйно 2 мл кислоты серной концентрированной.

Суммарное содержание терпеноидов в пересчете на β-ситостерола в сухом сырье вычисляли по формуле:

$$X = \frac{M_0 \times 50}{0,2 \times m \times 100 \times (100 - W)},$$

где: m – масса сырья, в граммах; M_0 – количество терпеноидов в пересчете на β-ситостерола, вычисленная по калибровочному графику, в микрограммах; W – потеря в массе при высушивании сырья, в процентах.

Примечание. Приготовление раствора стандартного образца β-ситостерола: около 0,005 г (точная навеска) β-ситостерола растворяли в 30 мл хлороформа в мерной колбе вместимостью 50 мл. Доводили тем же хлороформом до метки.

Построение калибровочного графика: отбирали стандартного раствора β-ситостерола по 0,2; 0,4; 0,7; 1 и 2 мл в пробирки, выпаривали до сухого остатка на водяной бане и далее проводили определение по выше описанной методике. Измеряли оптическую плотность полученных растворов на спектрофотометре при длине волны 535 нм в кювете с толщиной слоя 10 мм. Для построения калибровочного графика по оси абсцисс откладывали значения оптической плотности полученных растворов D, а по оси ординат – соответствующие количества β-ситостерола, в мкг (табл. 2).

Таблица 2

Зависимость количества взятого β-ситостерола от оптической плотности полученных растворов

Количество взятого стандартного раствора β-ситостерола (мл)	0,2	0,4	0,7	1	2
Количество стандартного β-ситостерола (мкг)	20,4	40,8	71,4	102	204
Соответствующая оптическая плотность	0,066	0,224	0,414	0,586	1,176

По полученному калибровочному графику для удобства расчета концентрации была установлена формула линейной зависимости количества β-ситостерола от оптической плотности спектрофотометрируемого раствора: $M_0 = 167{,}67 \times D + 5{,}26$, где D – оптическая плотность; M_0 – количество β-ситостерола мкг.

Проводили количественное определение суммарного содержания терпеноидов в образцах надземной части *L. japonicus*, собранных в Вьетнаме и культивированных в России по данной предлагаемой методике. Результаты представлены в табл. 3.

Таблица 3

Результаты количественного определения содержания суммы терпеноидов в надземной части *Leonurus japonicus*

№	Место сбора	Дата сбора	Фаза вегетации	Содержание терпеноидов (%)
1	Ленинградская область	09.2006	Активный рост	5,39
2	Ленинградская область	09.2006	Начало бутонизации	4,98
3	Южный Китай	06.2006	Начало бутонизации	3,73
4	Северный Вьетнам	06.2006	Начало бутонизации	3,96
5	Ленинградская область	09.2007	Бутонизация	5,46
6	Ленинградская область	09.2007	Начало цветения	6,39
7	Южный Вьетнам	07. 2006	Массовое цветение	3,28
8	Ленинградская область	10.2007	Плодоношение	4,73

Примечание: расчеты проводили в пересчете на абсолютное сухое сырье.

Таким образом, установлено содержание терпеноидов в пустырнике японском. Отмечено, что в фазу бутонизации и начала цветения у сырья, заготовленного в Ленинградской области, содержание этих соединений достигает до 5,46 и 6,39% соответственно. Высокое содержание терпеноидных соединений в *L. japonicus* позволило обратить внимание на них при стандартизации сырья и дальнейшего изучения данной группы веществ.

Литература

Повыдыш М.Н. Фармакогностическое изучение зеленчука желтого – *Galeobdolon luteum* Huds. Дис. …канд. фармац. наук. СПб., 2006. 158 с.

Тулайкин А.И., Вожева А.Б. Динамика накопления и распределения бета-ситостерина в надземной части стальника полевого (*Ononis arvensis* L.) // Разработка, исследование и маркетинг новой фармацевтической продукции: сборник научных трудов (Пятигорская государственная фармацевтическая академия). Пятигорск, 2005. Вып. 60. С. 60–61.

Phan M.G., Phan T.S., Katsuyoshi M., Hideaki O. New labdane-type diterpenoids from *Leonurus heterophyllus* Sw. // Chem. Pharm. Bull. 2005a. Vol. 53, № 8. P. 938–941.

Phan M.G., Phan T.S., Katsuyoshi M., Hideaki O. New bis–spirolabdane-type diterpenoids from *Leonurus heterophyllus* Sw. // Chem. Pharm. Bull. 2005b. Vol. 53, № 11. P. 1475–1479.

Yang M., Yang S., Jin Z., Zhu S. Study on the biological assay of Herba Leonuri – analysis the dosage response curve of *Herba Leonuri* and oxytocin and establishment of adequate potency pattern // Zhong Yao Cai. 2002. Vol. 25, N 6. P. 409–411.

Đỗ T. L. Những cây thuốc và vị thuốc Việt nam. Hà nội, 2004. 1294 c.

БИОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VERONICA LONGIFOLIA* L.

Илюшечкина Н.В.

Йошкар-Ола, Марийский государственный университет

Вегетативно-подвижные растения представляют значительный интерес для популяционно-экологических исследований, так как обладают рядом существенных преимуществ, прежде всего таких, как способность «перемещаться» в более благоприятные экологические условия и осваивать с помощью физиологически более сильных, чем семена зачатков, соседние территории, повышенная анатомическая, морфологическая и физиологическая пластичность и др. (Любарский, 2001). Специфика популяционного поведения вегетативно-подвижных видов заключается в способности к энергичному разрастанию, вегетативному размножению с частичным омоложением, что обеспечивает длительное самоподдержание ценопопуляции даже при отсутствии семенного размножения.

Целью исследования было изучение биоморфологических и эколого-ценотических особенностей вероники длиннолистной – *Veronica longifolia* L.

Работа проводилась в Юринском районе Республики Марий Эл. Были исследованы 4 природные ценопопуляции *V. longifolia* (березняки разнотравные – ценопопуляции (ЦП) 1, 2, 3 и березняк липовый – ЦП 4). Для каждой особи ценопопуляции определяли онтогенетическое состояние, согласно критериям, предложенным Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975). Оценку экологических условий местообитаний проводили по шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Определяли экологическую валентность (EV) и индекс толерантности вида (I_t) (Жукова, 2004; Юскова, Жукова, 2006). При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций рассчитывали индекс возрастности популяции (Δ) (Ценопопуляции растений, 1988); энергетическую эффективность популяции (ω) (Животовский, 2001). При изучении жизненного состояния использовали трехбалльную шкалу (Ермакова, 1976; Воронцова и др., 1976). Анализ виталитетной структуры ценопопуляций проводили с использованием показателей: среднего балла жизненности особи (F), показателя общей жизненности (P), жизненности особей всех групп по периодам: прегенеративного периода ($P_{пр}$), генеративного ($P_г$), постгенеративного ($P_п$), максимально возможной жизненности (P_{max}), относительного показателя жизненности ($P_{отн}$).

Экология. *V. longifolia* – гигромезофит, очень пластичный вид, тяготеющий к местам с богатыми обильно увлажненными почвами. Ценопопуляции различались по богатству почв солями: ЦП 1, 3 произрастали на небогатых, ЦП 2, 4 – на довольно богатых почвах. По увлажнению ЦП 1, 2, 3 сухо-лесолуговые / влажно-лесолуговые, а ЦП 4 – влажно-лесолуговая / сыро-лесолуговая. По кислотности в ЦП 1 и ЦП 3 почва нейтральная, ЦП 2 и ЦП 4 – слабокислая почва. По отношению к богатству почв азотом все ценопопуляции произрастали на бедных азотом / достаточно обеспеченных азотом. По освещению ЦП 1 и ЦП 2 приурочены к полуоткрытым пространствам, ЦП 3, 4 относятся к открытым / полуоткрытым пространствам. Индекс толерантности для *V. longifolia* равен 0,50, вид относится к мезобионтной группе видов и имеет достаточно широкий диапазон толерантности. По значению экологической валентности *V. longifolia* относится к мезовалентной фракции.

Морфология. *V. longifolia* – летнезеленый, вегетативно-подвижный, явнополицентрический со специализированной нормальной полной дезинтеграцией многолетник-поликарпик с гипогеогенным корневищем и моноциклическими в надземной части ортотропными удлиненными побегами. Монокарпические побеги *V. longifolia* почвенно-воздушные анизотропные. При повреждении конуса нарастания побега (сенокошение, выпас скота, обкусывание животными) интенсивно начинают развиваться боковые побеги обрастания, достигающие значительных размеров. В связи с ранним началом вегетативного размножения и разрастания и значительными размерами гипогеогенных корневищ, в популяционных исследованиях анализировали фитоценотические счетные единицы – раметы.

Онтогенетическая структура ценопопуляций. Все ценопопуляции характеризуются отсутствием проростков, ювенильных, сенильных и отмирающих растений. В ЦП 1 и ЦП 3 не найдены особи имматурного онтогенетического состояния. Неполночленность ценопопуляций связана с преобладанием вегетативного способа самоподдержания, когда образуются раметы с незначительным омоложением.

Онтогенетические спектры всех ценопопуляций одновершинные и симметричные, в ЦП 1 максимум приходится на виргинильную онтогенетическую группу, в ЦП 2 – на группу молодых генеративных особей, а в ЦП 3 и ЦП 4 – на группу зрелых генеративных особей (рис. 1).

Индекс восстановления и индекс замещения в ЦП 1 составляют 14,3 и 13,5%, что говорит о том, что подрост не может целиком восстановить генеративную часть ценопопуляции. Общая плотность составляет 5,3 рамет на 1 м^2; коэффициент возрастности (Δ) – 0,41, индекс эффективности (ω) – 0,79. Для ЦП 2 значения индекса восстановления и индекса замещения равны 69,2 и 60% соответственно, т. е. подрост способен восстановить значительную часть ценопопуляции. Общая плотность – 4 раметы на 1 м^2, коэффициент возрастности (Δ) – 0,34,

индекс эффективности (ω) – 0,44. Индексы восстановления и замещения в ЦП 3 равны 11,1, 10,9% соответственно; в ЦП 4 – 20,69, 19,35%. В ЦП 3 и ЦП 4, как и в ЦП 1, подрост может восстановить незначительную численность ценопопуляции. Коэффициент возрастности (Δ) для ЦП 3 равен 0,42, индекс эффективности (ω) – 0,86, плотность 3,2 раметы на 1 м^2, для ЦП 4 – коэффициент возрастности (Δ) равен 0,39, индекс эффективности (ω) – 0,80, плотность 4,1 раметы на 1 м^2.

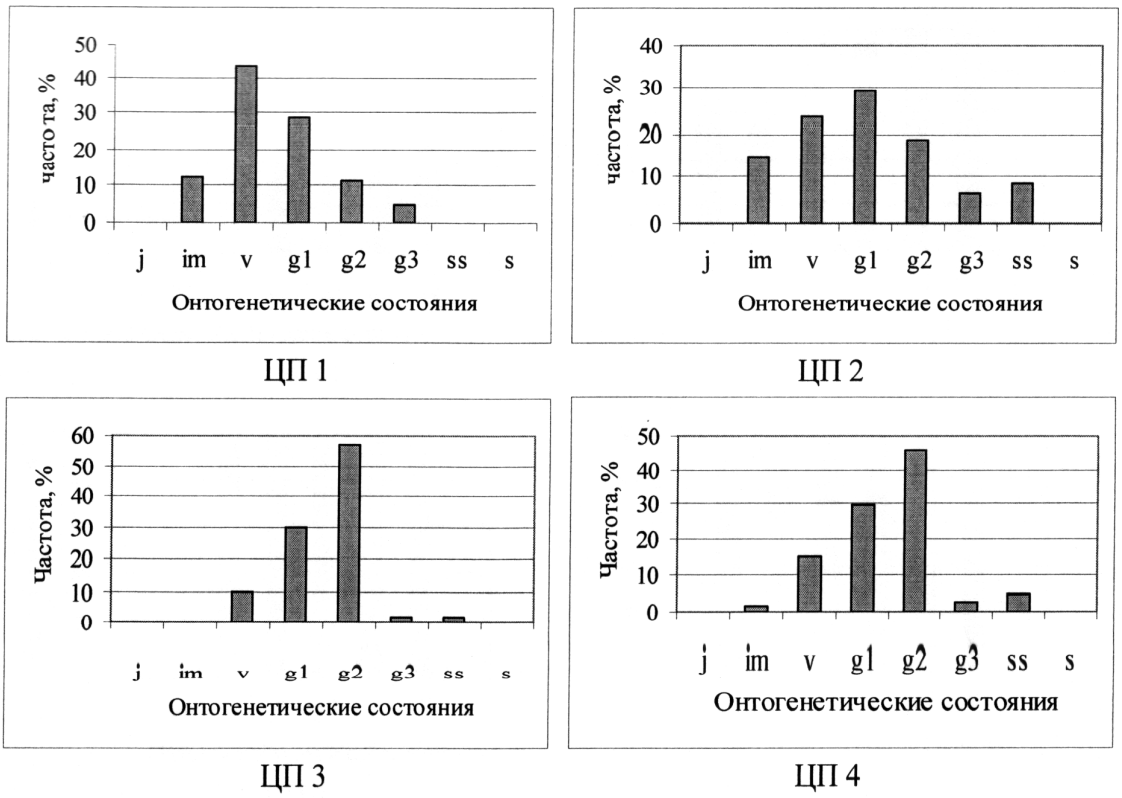


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Veronica longifolia*

Спектры онтогенетических групп различаются на разных площадках в ЦП 1 (χ^2 = 108,3, ν = 60, P < 0,001), в ЦП 2 (χ^2 = 82,3, ν = 55, P < 0,01), в ЦП 4 (χ^2 = 119,6, ν = 85, P < 0,01), не различаются в ЦП 3 (χ^2 = 60,3, ν = 52, P > 0,1). Сравнение популяций между собой показало, что они статистически значимо различаются (χ^2 = 378,3 ν = 15, P < 0,001). Анализ онтогенетической структуры всех рассматриваемых ценопопуляций по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) показал, что ЦП 1, ЦП 3 и ЦП 4 зрелые, а ЦП 2 – молодая. Высокие значения индекса эффективности свидетельствуют о достаточно хорошем и устойчивом состоянии ценопопуляций.

Виталитетная структура ценопопуляций. Проведена оценка жизненного состояния каждой особи *V. longifolia*, для чего разработана трехбалльная шкала. К высшему уровню жизненности с 3 баллами отнесли растения, у которых самые высокие морфометрические параметры, 2 балла получили особи *V. longifolia* с промежуточными показателями. Низший уровень занимают растения с самыми низкими морфометрическими характеристиками. При выделении уровней жизненности для всех онтогенетических состояний большее значение сыграли такие признаки как высота побега, длина и ширина листа, а для генеративного периода дополнительно – длина главного соцветия и число цветков на главном соцветии. Виталитетные спектры изученных ценопопуляций представлены на рис. 2.

Для ЦП 1, 2, и 3 средний балл жизненности прегенеративных особей ($F_{пр}$) примерно равен 2, а в ЦП 4 – 3. Средний балл жизненности генеративного периода ($F_г$) в ЦП 1 равен 1,79, в ЦП 2 и ЦП 3 – 1,50, а для ЦП 4 равен 2,57. Средний балл жизненности постгенеративного периода ($F_п$) в ЦП 1 и ЦП 3 равен 2,0, в ЦП 2 – 1,75, а в ЦП 4 равен 2,5. Средний балл жизненности особи в ценопопуляции (F) *V. longifolia* в исследуемых ЦП изменяется от 1,57 до 2,59. Максимальное значение среднего балла жизненности особи в ценопопуляции, относительного показателя жизненности и показателя жизненности всей ценопопуляции зарегистрировано в березняке липовом (ЦП 4) при большем увлажнении почв. Показатель максимально возможной жизненности (P_{max}) наиболее высокий в ЦП 1 (15,60), наиболее низкий в ЦП 2 (8,00).

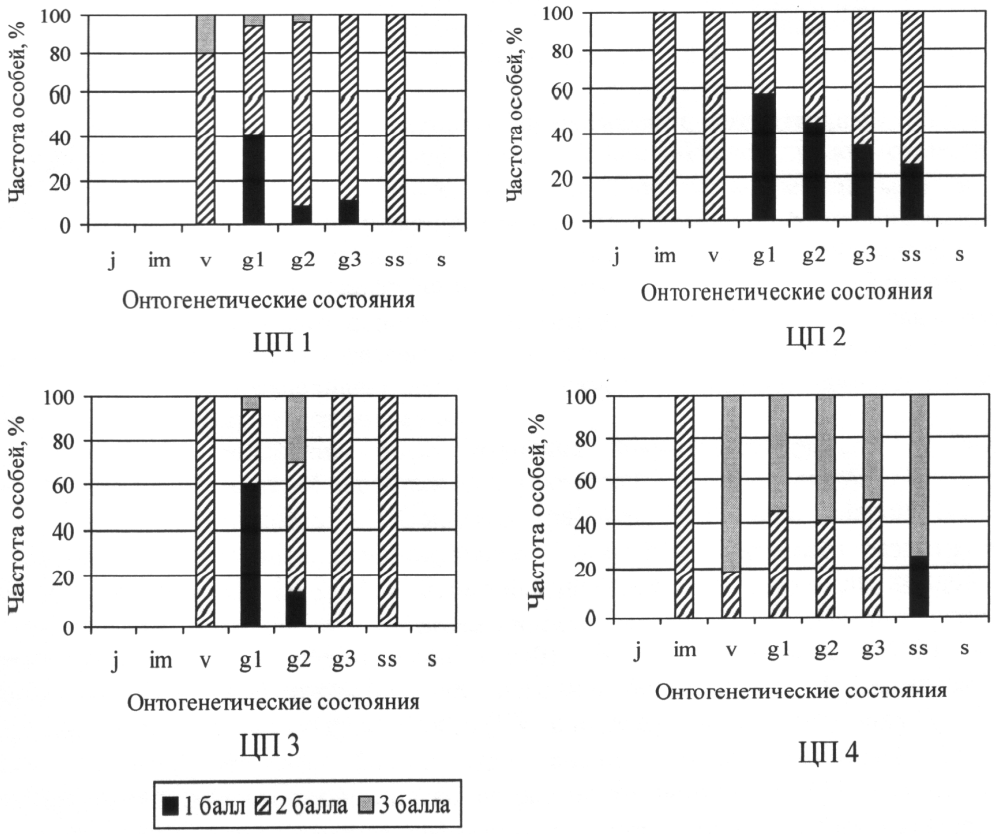


Рис. 2. Виталитетные спектры ценопопуляций *Veronica longifolia*

Таким образом, изучение биологии и структуры ценопопуляций *V. longifolia* показало следующее. В Республике Марий Эл *V. longifolia* встречается в узком диапазоне распределения экологических условий. Экологическая характеристика изученных местообитаний ценопопуляций находится в пределах диапазонных оценок экологических шкал Д.Н. Цыганова (1983). Изученные ценопопуляции *V. longifolia* являются неполночленными ЦП 1, ЦП 3 и ЦП 4 зрелыми, а ЦП 2 – молодой. Онтогенетические спектры всех ценопопуляций являются одновершинными симметричными с максимумом на группе виргинильных, молодых и зрелых генеративных особей. Три изученные ЦП являются равновесными, только ЦП 4, произрастающая на более увлажненной почве – процветающей.

Работа выполнена при поддержке гранта Марийского государственного университета (задание Минобрнауки РФ).

Литература

Воронцова Л.И., *Гатцук Л.Е., Ермакова И.М.* Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) М., 1976. С. 44–60.

Ермакова И.М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 92–105.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жукова Л.А. Биоиндикационные оценки экологического разнообразия растительных сообществ и их компонентов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. матер. Всерос. научн. конфер. Йошкар-Ола, 2004. С. 13–14.

Любарский Е.Л. Ценотические популяции вегетативно-подвижных растений: организация, устойчивость, динамика // V Всерос. популяц. семинар «Популяция, сообщество, эволюция». Казань, 2001. Ч. 1. С. 65–68.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып.1. С. 465–483.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А С. Комаров и др. М., 1988.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с.

Юскова Т., Жукова Л.А. Сравнительный анализ экологических валентностей и толерантности видов лесных и луговых эколого-ценотических групп (ЭГЦ), входящих в состав фитоценозов Республики Марий-Эл // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. матер. II Всерос. научн. конфер. Йошкар-Ола, 2006. С. 158–160.

УРОЖАЙНОСТЬ *EMPETRUM HERMAPHRODITUM* HAGER. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

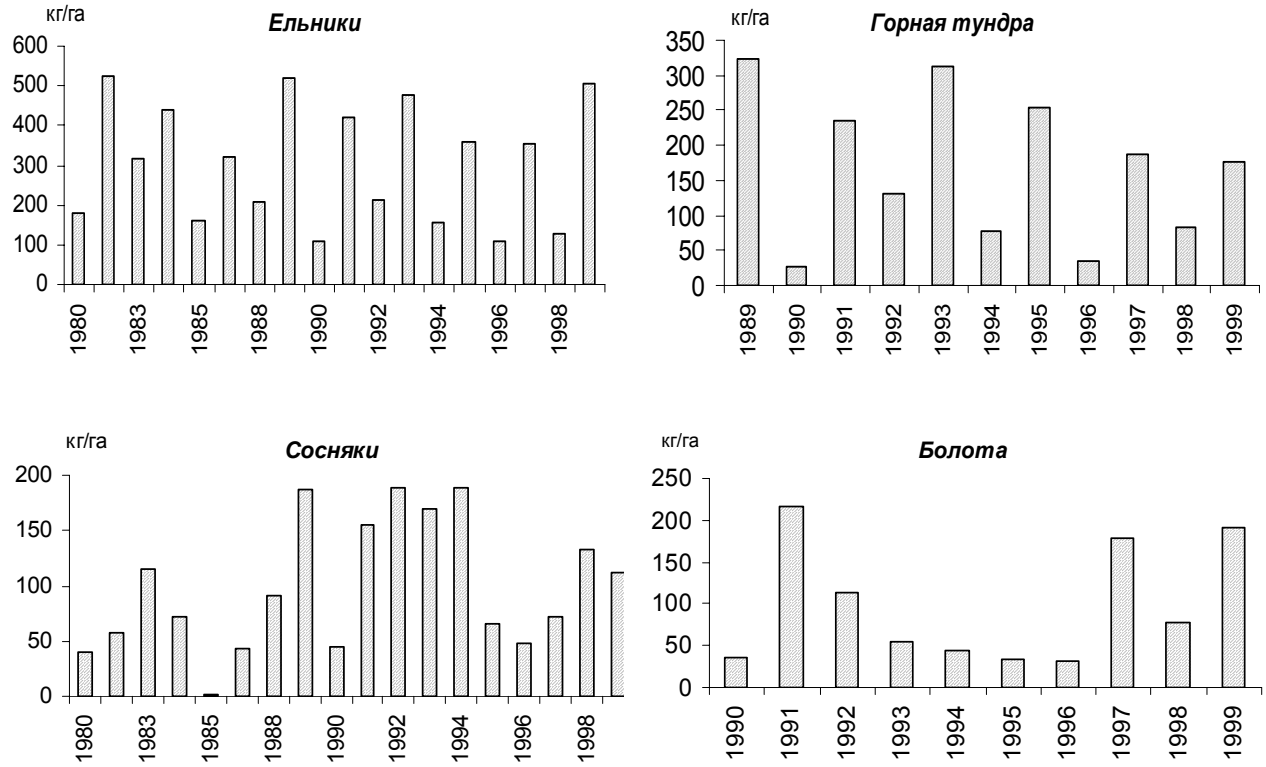
Исаева Л.Г.

Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН

Вороника (водяника, шикша) *Empetrum hermaphroditum* Hager. в Мурманской области произрастает в различных местообитаниях: в горных и равнинных тундрах, в лесотундровых редколесьях, в лесах, на болотах, в условиях региона эта ягода зацветает самой первой. Изучением урожайности ягод вороники на территории Мурманской области занимаются в основном сотрудники государственных природных заповедников (Барыкина, 1967; 1969; Барыкина, Галушина, 1964; Бианки, 1972; Печенежская, 1981; Воробьева, 1993; Сметанникова, 1993; Летопись природы.., 1998 и др.).

Нами предпринята попытка изучить динамику урожайности *Empetrum hermaphroditum* Hager. за период 1980–1999 гг. Исследования были выполнены на ягодных стационарах Лапландского государственного биосферного заповедника и его охранной зоне. Учет урожайности вороники проводился на 12 ягодных стационарах размером 25×25 м^2, каждый состоит из 10 площадок размером 1×1 м, ориентированных по сторонам света. Постоянный учет плодоношения вороники на лесных ягодных стационарах проводится с 1980 г., на болотах с 1990.

Многолетняя средняя урожайность ягод вороники за период 1980–1999 гг. в старовозрастных лесах центральной части Мурманской области составила 182,27±25,99 кг/га (в ельниках – 312,21±54,14, в сосняках – 103,17±18,03 кг/га), на болотах – 97,84±18,56 кг/га (1990–1999 гг.), в кустарничково-лишайниковой горной тундре – 167,39±31,8 кг/га (1989–1999 гг.). В целом, по исследуемым годам урожай вороники варьирует в еловых лесах от 111 до 525 кг/га, в сосновых типах леса от 2 до 189 кг/га, на болотах – от 32 до 217 кг/га, в горной тундре от 28 до 324 кг/га (рис.). В еловых лесах и в горной тундре высокий урожай вороники прослеживается с периодичностью через 1 год.



Плодоношение вороники в различных сообществах Мурманской области, кг/га

Ниже приведена урожайность ягод вороники в различных растительных сообществах.

Сосновые леса. Сосняк чернично-вороничный. Многолетняя средняя урожайность вороники в сосняке чернично-вороничном составила 18,25±1,79 г/м^2 (n=180). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 182,98 г/м^2. Урожайные годы (урожай ягод выше среднего) 1989, 1993, 1994,

1995, 1997, 1998. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 78,68±7,73 шт/м^2 (n=180). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 861 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,06 до 0,53 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,23±0,001 г (n=167).

Сосняк брусничный. Многолетняя средняя урожайность вороники составила 4,2± 0,001 г/м^2 (n=170). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 78,7 г/м^2. Урожайные годы (урожай ягод выше среднего) 1988, 1989, 1991, 1992, 1993. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 23,3±4,82 шт/м^2 (n=170). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 435 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,06 до 0,33. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,18±0,005 г (n=77).

Сосняк зеленомошно-кустарничковый (1991–1998 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники в сосняке зеленомошно-кустарничковом составила 12,42±3,37 г/м^2 (n=60). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 118,45 г/м^2. Урожайные годы (урожай ягод выше среднего) 1991, 1992. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 15,92±15,16 шт/м^2 (n=60). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 562 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,07 до 0,33 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,18±0,008 г (n=46).

Сосняк бруснично-лишайниковый (1991–1998 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники в данном сосняке составила 0,05±0,03 г/м^2 (n=80) (табл. 2). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 2,5 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 0,33±0,22 шт/м^2 (n=80). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 17 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,15 до 0,3 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,21± 0,03 г (n=75).

Таким образом, самым продуктивным по воронике является сосняк чернично-вороничный. Урожайность ягод в сосновых типах леса увеличивается в следующем ряду: сосняк бруснично-лишайниковый > сосняк брусничный > сосняк зеленомошно-кустарничковый > сосняк чернично-вороничный.

Еловые леса. Ельник чернично-вороничный (1980–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники в ельнике чернично-вороничном составила 63,3±5,95 г/м^2 (n=100). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0,57 до 237,6 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 188,6±17,2 шт/м^2 (n=100). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 934 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,15 до 0,38 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,22±0,003 г (n=159).

Ельник кустарничково-зеленомошный (1989–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники в ельнике данного типа леса составила 7,13±1,15 г/м^2 (n=100). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 56,9 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 32,9±4,76 шт/м^2 (n=100). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 245 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,05 до 0,34 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,19±0,007 г (n=90).

Урожайность вороники в ельнике чернично-вороничном примерно в 9 раз выше, чем в ельнике кустарничково-зеленомошном.

Горная тундра. Кустарничково-лишайниковая горная тундра (1989–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники в кустарничково-лишайниковой горной тундре составила 16,09±2,51 г/м^2 (n=110). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 201,97 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 74,6±10,36 шт/м^2 (n=110). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 663 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,09 до 0,39 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,21±0,005 г (n=98).

Болота. Болото переходное сфагновое (1988–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники данном сообществе составила 0,52±0,19 г/м^2 (n=120). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 19,3 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 2,76±0,92 шт/м^2 (n=120). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 79 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,1 до 0,26 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,18±0,012 г (n=17).

Болото верховое сфагновое с единичными соснами (1990–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники данном сообществе составила 7,07±1,56 г/м^2 (n=100). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 97,0 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 39,1±7,66 шт/м^2 (n=100). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 407 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,08 до 0,32 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,17± 0,005 г (n=77).

Болото переходное сфагновое с рединой сосны (1990–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники данном сообществе составила 10,87±2,02 г/м^2 (n=80). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 88,3 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 52,6±8,87 шт/м^2 (n=80). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 358 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,07 до 0,31 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,19±0,007 г (n=75).

Сосняк кустарничково-сфагновый (сосняк по болоту) (1990–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники сосняке по болоту составила 11,79±2,29 г/м^2 (n=110). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 116,7 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 73,13±13,80 шт/м^2 (n=110). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 630 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,06 до 0,30 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,16±0,01 г (n=48).

Болото переходное осоко-сфагновое (1991–1999 гг.). Многолетняя средняя урожайность вороники данном сообществе составила 5,40±1,76 г/м^2 (n=70). За исследуемый период урожайность ягод на площадках варьировала от 0 до 105,2 г/м^2. Среднее количество ягод на стационаре в данном сообществе – 22,9±6,66 шт/м^2 (n=70). За исследуемый период количество ягод на площадках колеблется от 0 до 389 шт/м^2, масса одной свежей ягоды от 0,08 до 0,28 г. Средняя масса 1 свежей ягоды 0,20±0,009 г (n=37).

Анализируя урожайность ягод вороники по болотным угодьям, можно отметить, что самыми продуктивными по урожайности являются сосняк кустарничково-сфагновый и болото переходное сфагновое с редко стоящими соснами. Урожайность ягод в болотных сообществах увеличивается в следующем ряду: болото переходное сфагновое > болото переходное осоково-сфагновое > болото верховое сфагновое > болото переходное сфагновое с рединой сосны > сосняк кустарничково-сфагновый.

Таким образом, в многолетнем тренде (1980–1999 гг.) выявлены особенности плодоношения вороники в 6 типах леса (4 сосновых и 2 еловых лесов), кустарничково-лишайниковой горной тундре и 5 болотных сообществах центральной части Мурманской области. Условия сосняка чернично-вороничного, ельника чернично-вороничного, кустарничково-лишайниковой горной тундры и сосняка кустарничково-сфагнового являются наиболее оптимальными для плодоношения вороники.

Литература

Барыкина В.В. Особенности урожайности некоторых дикорастущих ягодников на территории Кандалакшского заповедника // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 302–305.

Барыкина В.В. Урожаи некоторых ягодников на островах Кандалакшского государственного заповедника. Мурманск, 1969. Вып. VII. С. 178–190.

Барыкина В.В., Галушина Г.Н. Урожайность вороники в Кандалакшском заповеднике // География плодоношения лесных древесных пород, кустарничков и ягодников, значение их урожаев в народном хозяйстве и жизни фауны. М., 1964. С. 109–112.

Бианки В.В. Урожайность ягод водяники на островах Кандалакшского залива и потребление их животными // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 207–209.

Воробьева Е.Г. Продуктивность брусники и черники в разных стациях Кандалакшского заповедника // Растительные ресурсы европейского Севера: продуктивность, рациональное использование, охрана. Апатиты, 1993. С. 31–33.

Летопись природы заповедника «Пасвик»: Сб. / Сост. О.А. Макарова. Мурманск, 1998. 124 с.

Печенежская М.Н. Особенности плодоношения ягодников Лапландского заповедника // Биологические проблемы Севера. XI симпоз. Сыктывкар, 1981. С. 120.

Сметанникова М.С. Оценка урожайности ягодников в Лапландском заповеднике // Растительные ресурсы европейского Севера: продуктивность, рациональное использование, охрана. Апатиты, 1992. С. 30–31.

МОНИТОРИНГ РЕСУРСОВ ВИДОВ Р. *THYMUS* НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Кулакова Ю.Ю., Зайко Л.Н.

Москва, Всероссийский НИИ лекарственных и ароматических растений, РАСХН

Наблюдение за состоянием природных популяций ценных лекарственных растений является важной неотъемлемой частью работ по лекарственному ресурсоведению и обеспечивает рациональное использование природных богатств. Планомерный и регулярный мониторинг запасов полезных растений позволяет гибко планировать географию и объемы ежегодных заготовок, способствует естественному восстановлению зарослей.

Данная работа явилась продолжением многолетних исследований по изучению характера распространения и ресурсов видов рода *Thymus* на территории Нижнего Поволжья (в пределах Волгоградской и Астраханской областей) (Кулакова, 2003а, 2003б, 2004).

В степной зоне Нижнего Поволжья исследователями разных лет было указано от 3 до 7 видов тимьянов, что связано с неоднозначной оценкой объема видов (Клоков, Шостенко, 1938; Клоков, 1973). Согласно последней обработке рода *Thymus* (Меницкий, 1978) на этой территории выделены следующие виды: *Thymus marschallianus* Willd. (секция *Serpyllum* подсекция *Isolepides)*; *Th. calcareus* Klok. et Shost*., Th. kirgisorum* Dubjan., *Th. pallasianus* H.Br. (секция *Camptodromi*, подсекция *Isolepides*).

Трава тимьяна является ценным источником эфирномасличного сырья, которое находит широкое применение в фармацевтической, парфюмерно-косметической и пищевой промышленности. В медицине используется водный экстракт травы, обладающий ярко выраженным отхаркивающим эффектом прямого действия на мерцательный эпителий легких (Шретер, Андронова, 1983). Настои травы применяют в качестве дезинфицирующего, болеутоляющего, спазмолитического средства при заболеваниях ЖКТ, сопровождающихся сниженной желудочной секрецией, атонией и спазмами кишечника, метеоризмом (Машковский, 1988); для лечения различных кожных заболеваний, ревматизма, радикулитов, депрессий. Эфирное масло, полученное из цветущей травы, обладает спазмолитической, противовоспалительной, антимикробной, противоглистной активностью (Калинкина и др., 1994; Николаевский, 2000).

Начиная с 2002 г. нами проводились ежегодные поисковые исследования по выявлению и картированию промысловых массивов и потенциально-продуктивных угодий тимьянов. Ресурсные исследования проводили маршрутным методом. За этот период экспедициями было охвачено 15 административных районов Волгоградской и 1 район Астраханской областей. Общая площадь территории исследования составила 120 тыс. км^2, протяженность маршрутов – 5534 км. В ходе работы на топографической карте (1:100 000; 1:50 000) отмечали ключевые участки, занимаемые популяциями каждого вида, регистрировали точные географические координаты отдельных ценопуляций, оценивали площадь и продуктивность зарослей (Крылова, Шретер, 1986). Была проведена большая работа по обобщению и оценке полученных результатов, часть из которых представлена в таблице.

Характеристика ключевых участков и запасов тимьянов на территории Нижнего Поволжья

Видовое название	Местонахождение зарослей	Площадь ключевого участка, га	Биологический запас, кг сухой массы	Объем возможной ежегодной заготовки, кг
Thymus calcareus	Меловые осыпи по левому берегу р. Хопер	2040	927	231,7
-«-	Меловые выходы в окр. хут. Полунино	2140	971,56	242,8
-«-	Меловые выходы волжского бассейна в окр. пос. Чухонастовка	1200	554,8	138,7
-«-	Меловые выходы в бассейне р. Б. Голубая	13807	6268,37	1567,0
-«-	Меловые степи по левому берегу р. Иловля	2800	1271,2	317,8
Thymus marschallianus	Балка Песчанка в окр. г. Волгограды	173	144,1	48
-«-	Степные балки по водосборному бассейну р. Б. Голубой	5400	4498,2	1499,4
-«-	Балки волжского водосборного бассейна	14500	12078,5	4026,1
-«-	Степные балки по возв. Ергени и ее окрестностям	1500	1249,5	416,5
Thymus pallasianus	Арчедино-Донские пески	118000,0	30000,0	7500
-«-	Алексеевские пески	2850,7	1639,1	409,7
-«-	Голубинские пески	8841,4	5083,8	1270,9
-«-	Приерусланские пески	4300,0	2472,5	618,1
Thymus kirgisorum	Степные участки в окр. оз. Эльтон	1000	656	–
-«-	Степи в окр. г. Б.Богдо	215	141,0	–
-«-	Урочище Отрада в окр. г. Волгограда	10	6,56	–

T. marschallianus – типичный представитель степной флоры, в пределах которой имеет широкую экологическую и фитоценотическую амплитуды. Распространен по всей территории Волгоградской области и спускается далее на юг по многочисленным балкам возвышенности Ергени. Предпочитает легкие супесчаные и плодородные почвы. Распространен повсеместно. Встречается в составе сообществ богаторазнотравно-злаковых, сухих и опустыненных степей.

T. calcareus – облигатный кальцефил, растет по каменистым почвам, мелам, мергелям; входит в состав многих кальцепетрофитных сообществ: от пионерных тимьянниково-иссоповых на плотных мелах до разнотравно-злаковых зональных степях на хорошо развитых почвах. Широко распространен по Нижнему Дону и его притокам – Иловли, Медведице, Хопру. Обилен в составе сообществ переходного типа между тимьянниками и зональными типчаково-ковыльными степями на сформированных почвах.

T. pallasianus – псаммофит, растет по песчаным и супесчаным почвам. Широко распространен в Волгоградской области в пределах Арчедино-Донских, Цимлянских, Приерусланских, Голубинских песчаных массивов.

T. kirgisorum – петрофитно-степной вид. Распространен по степям левобережья Волги в пределах Волгоградского и Астраханского Заволжья – окрестности оз. Эльтон, оз. Баскунчак. Растет по ложбинам, временным водотокам, микропонижениям на равнинах, старым каналам, каменистым карьерам (г. Улаган), по обочинам грейдеров.

Необходимо отметить, что наибольшее обилие тимьяны проявляют в составе нарушенных сообществ, где устанавливаются слабые конкурентные отношения в ценозе. Такие сообщества часто приурочены к выходам известняков, опок, песчаным степям, склонам степных балок, обочинам дорог и пр. Особенности субстрата и отсутствие сформированных почв приводит к формированию и последовательной смене сообществ переходного типа, в которых тимьяны часто занимают доминирующее положение. Эти условия соответствуют их экологическому оптимуму: достаточная освещенность, дренированность почвы, переменный характер увлажнения и пр.

Исследования по определению запасов сырья показали, что все виды имеют строго определенную эколого-фитоценотическую приуроченность и, соответственно, специфичную для каждого ресурсную базу. Наиболее богатой ресурсной базой характеризуются следующие виды – *Th. marschallianus, Th. pallasianus, Th. calcareus.*

Выяснилось, что на плотность запаса сырья и темп восстановления зарослей в числе прочего значительную роль оказывают выпас животных и степные пожары.

Для детального изучения влияния этих факторов на состояние природных популяций тимьянов были заложены мониторинговые площадки. В рамках мониторинговых исследований были выбраны 25 модельных популяций, географически удаленных друг от друга и приуроченных к различным биотопам. Проводили ежегодные полевые наблюдения и оценивали местоположение и площадь популяции, приуроченность к определенному типу местообитания, тип растительного сообщества, механический и химический состав почвы, общее проективное покрытие, ПП ресурсного вида; урожайность; жизненность, прохождение стадий онтогенеза, семеннуя продуктивность и пр. На площадках проводили полное геоботаническое описание, фотографировали участок, брали сырье для хемотаксации.

Динамичность растительного покрова степей связана с явлением регулярных степных пожаров. Пожары приводят как к прямому уничтожению степных сообществ и последующему длительному процессу восстановления степей. Выяснилось, что на участках недавних гарей в полынно-типчаково-ковыльных степях заметно возрастала доля тимьяна Маршалла в составе пионерных сообществ (проективное покрытие вида 30–40%). Весной на этих участках можно наблюдать появление большого числа подзимних сеянцев, которые образуют крупные заросли и массово цветут в тот же год. В ходе восстановления климаксового сообщества тимьян вытесняется другими видами, и его доля заметно снижается до 3–7%.

Литература

Калинкина Г.И., Тихонов В.Н., Гуськова И.Н., Зарубина Л.А., Таран Д.Д. Химический состав и фармакологические свойства эфирного масла *Thymus serpyllum* выращиваемого в Центральном Сибирском ботаническом саду СО РАН // Растительные ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 66–70.

Клоков М.В., Шостенко Н.А. Чабрецы Европейской части СССР // Труди Н.-Д. Інституту Ботаніки. Т. III (Учені записки Харківського державного університету ім. О.М. Горького, книга 14). Харків, 1938. С. 107–157.

Клоков М.В. Расообразование в роде тимьян – *Thymus* L. – на территории Советского Союза. Киев, 1973. 190 с.

Крылова И.Л., Шретер А.И. Методические указания по изучению запасов дикорастущих лекарственных растений. М., 1986. 26 с.

Кулакова Ю.Ю. Об изучении тимьянников Арчединско-Донских песков Волгоградской области // Третий Международный симпозиум «Степи Северной Евразии». Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Оренбург, 2003а. С. 202–204.

Кулакова Ю.Ю. О распространении и ресурсах *Thymus kirgisorum* Dub. в Приэльтонье // VII региональная конференция молодых исследователей Волгоградской области. «Биология и география». Волгоград, 2003б. С. 59–61.

Кулакова Ю.Ю. О распространении и ресурсах тимьянов на территории Волгоградской области // Материалы VIII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. Санкт-Петербург, 2004. С. 219–220.

Машковский М.Д. Лекарственные средства. 10-е изд. М., 1988. Т. 1.

Меницкий Ю.Л. Род 35. Тимьян – *Thymus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 191–204.

Николаевский В.В. Ароматерапия: Справочник. М., 2000. С. 21–23.

Шретер А.И., Андронова Л.М. Противокашлевые и отхаркивающие средства растительного происхождения // Растительные ресурсы. 1983. Т. XIX. Вып. 2. С. 255–265.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ *SOLANUM TUBEROSUM* L. SUBSP. *CHILOENSE* (A.DC.) KOSTINA (АБОРИНЕННЫЕ СОРТА ЧИЛИ)

Костина Л.И.

Санкт-Петербург, Государственный научный центр РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова РАСХН

В Чили и на прибрежных островах произрастают виды картофеля серий *Cuneoalata* Hawk., *Tuberosa* (Rydb.) Buk., *Juglandifolia* Rydb. и *Etuberosa* Juz. Виды последних двух серий не образуют клубней. Серия *Tuberosa* по С.М. Букасову включает несколько дикорастущих видов (*S. maglia* Schlechtd., *S. molinae* Juz., *S. leptostigma* Juz., *S. zykinii* Lechn.) и культурный вид *S. tuberosum* L., включающий подвид subsp. *chiloense* (A.DC.) Kostina (аборигенные сорта Чили). Этот подвид формировался на побережье южного и среднего Чили с прилегающими островами.

Аборигенные сорта картофеля Чили на родине быстро исчезают и вытесняются европейскими сортами, более устойчивыми к фитофторозу, поэтому заслуживают тщательного изучения. Первые интродукции европейских сортов, начатые в 1937 г. (Green Mountain, President, Industrie и др.), продолжаются и в настоящее время. За этот период в Чили было интродуцировано 24 сорта (Contreras, 1976).

Коллекция аборигенных сортов представлена образцами, собранными тремя советскими экспедициями: С.В. Юзепчука в 1926 г., П.М. Жуковского в 1958 г., А.Г. Зыкина в 1967 г., а также образцами, присланными из Англии в 1964 г. (Common wealth Potato Collection). Материал, собранный этими экспедициями, представляет своеобразную группу, резко отличающуюся от горных андийских картофелей. Современное разнообразие картофелей Чили в коллекции ВИР представлено: аборигенными сортами Чили, сеянцами от этих сортов, сеянцами от старых европейских сортов (завезенных немецкими переселенцами) и интродуцированными зарубежными сортами.

Нами сделан анализ 606 названий аборигенных сортов Чили, приводимых рядом авторов: Canas Pinochet, A. Castronovo, O' Complei, R. Lenz, A. Montaldo, Prof. Mora, W.F. Wight, С.М. Букасов, В.С. Лехнович. Список названий пополнен названиями образцов, поступивших в коллекцию в результате экспедиций названных выше. Анализ аборигенных сортовых названий показал, что по им можно судить о месте выращивания сорта, окраске и форме клубней, столовым качествам, урожайности, скороспелости и другим признакам. Особый интерес представляют названия сортов, которые говорят об их древнем происхождении, что помогает при решении вопросов эволюции культурного картофеля. Многообразие существующих сортов Чили, очень своеобразных и резко отличающихся от европейских селекционных сортов, говорит о том, что *S. tuberosum* subsp. *chiloense* является несомненно аборигенным в Чили.

Анализ описаний старых селекционных сортов показывает, что некоторые чилийские аборигенные сорта были непосредственно введены в культуру в странах Европы и России. При сопоставлении описаний старых французских сортов картофеля, приводимых R. Diehl в 1938 г., с имеющимися в коллекции ВИР чилийскими формами установлено, что сорт Saucisse тождественен conv. *corahila*, Vitelotte Noire – var. *infectum*, Violette Dauvergne также близок к чилийским формам. В России старый сорт картофеля Пилиникум идентичен f. *pillicume*. Аборигенный сорт Чили Corahila тождественен сорту Абидов 2 в Узбекистане.

Коллекция чилийских аборигенных сортов (370 образцов) систематизирована в 50 сортотипов по морфологическим признакам клубня, куста, стебля, листа и цветка. Большим числом образцов представлены сортотипы: Chapiquina, Corahila, Chamizuda, Azul, Mantequila; единичными образцами представлены сортотипы: Huicana, Frutilla, Dorma, Morada Chacao, Carribana и др. Сорта сортотипов Chapiquina, Corahila и Chamizuda менее других поражаются вирусными болезнями, поэтому и сохранились в коллекции в большем числе образцов.

Проведенный нами анализ потомств от самоопыления ряда чилийских аборигенных сортов показал большую изменчивость признаков. Установлено происхождение отдельных сортов в рамках подвида *S. tuberosum* subsp. *chiloense*. В потомстве образцов сортотипа Pichuna выделены сеянцы по морфологическим признакам (куст, лист, цветок, клубень), близкие сортотипу Michunez (к-7592-8, к-7592-10, к-7592-11, к-7592-14 и к-7596-6), а также сеянцы, близкие сортотипам Infectum (к-7592-6) и Cielo(к-7592-17). В потомстве образцов сортотипа Michunez (к-7581) были выявлены сеянцы, близкие образцам сортотипа Pachacona. В потомстве образцов Cedila (сеянцы В-229-1 и В-229-5) были близки сортотипу Cielo, в потомстве сортотипа Multibaccatum были сеянцы также близкие Cielo.

Анализ потомств показал возможность возникновения сортов в сортотипах Pichuna, Michunez, Infectum, Cielo и Pachacona в результате пересева существующих сортов (естественного или с помощью человека).

Проведено сравнительное изучение ряда потомств от самоопыления subsp. *chiloense* с культурными диплоидными видами *S. stenotomum, S. phureja* и дикими видами *S. molinae, S. maglia, S. leptostigma, S. zykinii, S. mochicense* и *S. chancaense.*

Наличие асимметричных чашечек цветка было установлено в потомствах образцов сортотипов Pichuna, Cielo, Multibaccatum и Pigmentatum. В потомстве сортов Cielo (к-596-13) есть сеянцы по морфологии листа близкие дикому виду *S. molinae*. У сеянцев Michunez встречаются неплотные пыльниковые колонки, как у

S. maglia. Учитывая большой полиморфизм *S. tuberosum* subsp. *chiloense* можно предположить, что признаками различных форм были разные виды.

Вопрос о происхождении культурного вида *S. tuberosum* L. до настоящего времени остается дискуссионным. В 1956 г. J. Hawkes высказал предположение о гибридогенном происхождении *S. tuberosum* от видов *S. stenotomum* Juz. et Buk. (с крупной асимметричной чашечкой цветка) и *S. sparsipilum* (с маленькой чашечкой цветка). J. Hawkes отмечал наличие признака асимметричных чашечек цветка у дигаплоидов *S. tuberosum*. Нами также установлено наличие асимметричных чашечек у дигаплоидов сортов Amsel, Anco и Majestic. Предположение J. Hawkes было подтверждено H. Howard (1973). Однако указанные авторы отрицали наличие признака асимметричных чашечек цветка у S. *tuberosum* subsp. *chiloense*, что было установлено нами.

Наличие признака волнистости краев доли листа у сеянцев абогигенных сортов Чили сближает их с дикими видами *S. mochicense, S. chancaense* и *S. leptostigma*. В потомстве вида *S. leptostigma* также имеется много сеянцев с волнистыми краями долей листа.

У чилийских тетраплоидных картофелей *S. tuberosum* является преобладающим Т/β тип цитоплазмы, а у андийского картофеля *S. tuberosum* subsp. *andigenum* – тип цитоплазмы W/β (Крылова, Антонова и др., 2007), что подтверждает положение, выдвинутое С.М. Букасовым, о самостоятельном центре происхождения аборигенных сортов Чили.

Проведенный нами анализ от самоопыления аборигенных сортов subsp. *chiloense* и данных, полученных по изучению изменчивости признаков у дигаплоидов *S. tuberosum*, дал возможность выявить признаки, которыми могли обладать предки *S. tuberosum*: волнистость края долей листа (как у *S. zykinii*), крупный лист с широкими долями (*S. molinae*), асимметричная чашечка (*S. stenotomum* и *S. phureja*).

Литература

Букасов С.М. Принципы систематики картофеля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1978. Т. 62. Вып. 1. С. 3–35.

Зыкин А.Г. Чилийский культурный картофель и его дикие сородичи // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1973. Т. 50. Вып. 3. С. 216–240.

Костина Л.И. Об объеме вида *Solanum tuberosum* L. // Сб. науч. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1991. Т. 139. С. 58–64.

Крылова К.А., Антонова О.Ю., Смирнова А.Б., Гавриленко Т.А. Полиморфизм органельных ДНК культурных и близкородственных диких видов картофеля // Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. Тезисы докладов. СПб., 2007. С. 301–302.

Contreras A. Adaptacion de cultivares y lineas experementales de Papa (*Solanum tuberosum* L.) a la provincia de valdivia, Chile. Agro. 1976. Sur 4(1).

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЫРЬЯ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ *HYPERICUM* L.

Куркин В.А., Правдивцева О.Е.

Самара, ГОУ ВПО «Самарский государственный медицинский университет Росздрава»

Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L., сем. Зверобойные – *Hypericaceae*) является одним из самых популярных растений отечественной и зарубежной медицины. Трава зверобоя служит основой для противовоспалительных, бактерицидных и антидепрессантных лекарственных средств (Государственный.., 2004; Куркин, 2007). Однако до сих пор актуальной остается проблема унифицированного подхода к химическому анализу сырья и препаратов данного растения. Как известно, трава зверобоя продырявленного содержит флавоноиды (рутин, гиперозид, бисапигенин), антраценпроизводные (гиперицин, псевдогиперицин), другие биологически активные вещества, что и является причиной противоречивых взглядов на решение проблемы стандартизации сырья и препаратов зверобоя (Китанов и др., 1987; Растительные.., 1985). Несомненный интерес представляет также изучение химического состава сырья других видов рода *Hypericum* L.

Целью настоящей работы является исследование суммы флавоноидов и антраценпроизводных в различных образцах надземной части некоторых видов рода *Hypericum* L.

Объектами нашего исследования во всех случаях служили воздушно-сухие образцы надземной части зверобоя продырявленного *Hypericum perforatum* L., з. олимпийского *H. olympicum* L., з. большого *H. ascyron* L., з. красивого *H. androsaemum* L., з. пятнистого (зверобоя четырехгранного) *H. maculatum* Crantz. (*H. quadrangulum* L.), заготовленные от растений, культивируемых в Ботаническом саду Самарского государственно-

го университета. Количественный анализ содержания суммы флавоноидов и антраценпроизводных для всех образцов осуществляли в соответствии с методиками, разработанными нами ранее (Правдивцева, 2007).

Были исследованы образцы зверобоя травы, заготовленные в период с мая по сентябрь в течение вегетационного периода 2007 г. Фитохимический анализ ряда образцов зверобоя травы свидетельствует о том, что наибольшее количество флавоноидов и антраценпроизводных содержится в образцах сырья, собранных в начале цветения травы зверобоя (табл. 1).

Таблица 1

Содержание флавоноидов и антраценпроизводных в надземной части *Hypericum perforatum* L. в различные фазы вегетации

№ п/п	Фаза вегетации	Содержание флавоноидов в пересчете на рутин (%)	Содержание антраценпроизводных в пересчете на гиперицин (%)
1	Начало вегетации	3,32 ± 0,04	0,104 ± 0,004
2	Начало бутонизации	4,00 ± 0,06	0,279 ± 0,010
3	Начало цветения	5,69 ± 0,09	0,771 ± 0,030
4	Середина цветения	5,35 ± 0,08	0,508 ± 0,020
5	Окончание цветения, плодоношение	3,53 ± 0,05	0,255 ± 0,010
6	Окончание плодоношения	3,45 ± 0,05	0,164 ± 0,007

Исследование содержания основных действующих веществ в различных видах сырья *Hypericum perforatum* L. свидетельствуют о том, что наибольшее содержание действующих веществ обнаружено в случае цветков (6,93%) и листьев (5,90%), причем если содержание флавоноидов в этих частях сырья примерно одинаково, то содержание антраценпроизводных в цветках (0,810%) отличается от других видов сырья примерно в 3 раза (табл. 2).

Таблица 2

Содержание флавоноидов и антраценпроизводных в различных видах сырья зверобоя

№ п/п	Части сырья	Содержание флавоноидов в пересчетена рутин (%)	Содержание антраценпроизводных в пересчете на гиперицин (%)
1	Цветки	6,93 ± 0,1040	0,810 ± 0,0324
2	Плоды	2,61 ± 0,0392	0,084 ± 0,0034
3	Стебли	1,33 ± 0,0199	0,091 ± 0,0037
4	Листья	5,90 ± 0,0885	0,262 ± 0,0104
5	Трава	6,08 ± 0,0912	0,506 ± 0,0202
6	Грубые части стеблей	0,01 ± 0,0002	0,010 ± 0,0004
7	Корневища с корнями	0,01 ± 0,0002	0,025 ± 0,0010

Исследование образцов надземной части заготовленных от различных видов *Hypericum* L., показало, что они содержат различные количества флавоноидов и антраценпроизводных (табл. 3). Отмечено, что все проанализированные образцы значительно уступают по содержанию основных БАС траве зверобоя продырявленного.

Таблица 3

Содержание флавоноидов и антраценпроизводных в траве некоторых видов рода *Hypericum*

№ п/п	Название вида зверобоя	Содержание флавоноидов в пересчете на рутин (%)	Содержание антраценпроизводных в пересчете на гиперицин (%)
1	*Hypericum olympicum* L.	4,26 ± 0,06	0,200 ± 0,008
2	*Hypericum ascyron* L.	4,77 ± 0,07	0,059 ± 0,002
3	*Hypericum androsaemum* L.	4,27 ± 0,06	0,038 ± 0,002
4	*Hypericum maculatum* Crantz. (*H. quadrangulum* L.)	3,16 ± 0,05	0,059 ± 0,002

Результаты проведенных исследований позволили обосновать целесообразность стандартизации сырья зверобоя по двум группам действующих веществ – флавоноидам и антраценпроизводным. Содержание флавоноидов и антраценпроизводных травы зверобоя продырявленного претерпевает существенные изменения в течение всего периода вегетации. Содержание флавоноидов и антраценпроизводных в различных частях сырья колеблется в широких пределах. Наибольшее содержание флавоноидов обнаружено в листьях (5,90%) и цветках (6,93%), а антраценпроизводные локализуются преимущественно в цветках (0,810%) зверобоя продырявленного. Исследование извлечений из сырья различных видов зверобоя показало значительные отличия в содержании основных действующих веществ. Наиболее высокий уровень флавоноидов и антраценпроизводных обнаружен в траве зверобоя продырявленного.

Литература

Государственный реестр лекарственных средств. Официальное издание. М., 2004. Т. 1. 1404 с.

Китанов Г.М., Блинова К.Ф. Современное состояние химического изучения видов рода *Hypericum* // Химия природных соединений. 1987. № 2. С. 185–203.

Куркин В.А. Фармакогнозия. 2-е изд. перераб. и доп. Самара, 2007. 1239 с.

Правдивцева О.Е. Изучение вопросов оптимизации методик получения и анализа препарата «Зверобоя настойка» // Изв. Самарского научного центра Российской академии наук (Спец. выпуск «XII Конгресс „Экология и здоровье человека“»). 2007. Т. 2. С. 191–194.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Paeoniaceae-Thymelaeaceae*. Л., 1985. С. 16–18.

ПИЩЕВЫЕ И ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОСВОЕНИЕ

Нечаев А.А., Тагильцев Ю.Г., Колесникова Р.Д.

Хабаровск, Федеральное государственное учреждение «Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства»

На российском Дальнем Востоке произрастают более 4100 видов сосудистых растений. Среди них известно свыше 450 видов пищевых, свыше 1000 видов лекарственных и 300 видов медоносных и пыльценосных растений (Шретер, 1975; Сухомиров, 2003; Прогунков, 2004; Тагильцев и др., 2004). Многие из них имеют большую хозяйственную значимость, обширные ареалы и запасы сырья и представляют интерес для освоения. Однако мало вовлечены в заготовку или используются недостаточно и неравномерно. В настоящее время заготовка многих уже освоенных видов составляет не более 1–5% от их биологического запаса.

Из ореховых на Дальнем Востоке наиболее значимы: *Pinus koraiensis*, *P. pumila, Juglans mandshurica*, *Corylus mandshurica* и *C. heterophylla*. Особо ценным является сосна корейская, кедр корейский. Хорошие урожаи кедровых семян (орехов) повторяются чаще всего через 3–4 года, остальные годы – слабо или совсем неурожайные. Раз в десятилетие наблюдается особо обильное семяношение. В прошлые годы средние многолетние значения семенной продуктивности кедра корейского составляли 50 кг/га. Большую часть семян поедают звери и птицы, меньшая часть идет на воспроизводство кедровых древостоев. Поэтому продуктивность, возможная для сбора семян кедра корейского, составляла 17 кг/га. В 70–90-х гг. XX в. в результате промышленных рубок участие кедра в древостоях уменьшилось, а семяношение снизилось почти в 2 раза. Поэтому продуктивность, возможная для сбора семян кедра корейского, в настоящее время составляет 5 кг/га (Сухомиров, 2003). Площадь кедровников неуклонно и повсеместно сокращается. На начало 60-х гг. XX в. кедр корейский занимал на Дальнем Востоке 3931 тыс. га, а в 2003 г. – 2872 тыс. га. Биологический запас семян кедра корейского оценивается в 61,1 тыс. т. Биологический запас семян в угодьях производственного фонда составляет 32,5 тыс. т, а возможный сбор их равен 9,6 тыс. т (Сухомиров, 2003).

Кедровый стланик широко распространен в северной половине и горных районах Дальнего Востока. Общая площадь зарослей кедрового стланика на 01.01.2003 г. составляла 32358,2 тыс. га (Сухомиров, 2003). Урожаи семян кедрового стланика повторяются в среднем через 2–4 года. Средняя биологическая продуктивность семян составляет около 10 кг/га, в урожайные годы и в густых зарослях – 100 кг/га и более. Биологический запас семян кедрового стланика ориентировочно оценивается в 330,4 тыс. т. К угодьям производственного фонда можно отнести лишь десятую часть общей площади, т. е. 3225,8 тыс. га. В них среднегодовой урожай семян составляет 32,3 тыс. т, а размер возможного сбора – 9,7 тыс. т (30% урожая) (Сухомиров, 2003).

В Приморье и Приамурье растут орех маньчжурский, лещины разнолистная и маньчжурская. Биологический запас ореха маньчжурского оценивается в 40 тыс. т, лещины – 30 тыс. т. В угодьях производственного фонда среднегодовой урожай ореха маньчжурского – около 20 тыс. т, лещины – 15 тыс. т; расчетный сбор составляет соответственно 15 и 5 тыс. т (Сухомиров, 2003). Среднегодовой фактический сбор неизвестен.

На Дальнем Востоке произрастают 14 видов лиственных деревьев, устойчиво выделяющих сок: 8 видов берез, 4 вида клена, 2 вида ореха. В последние десятилетия резко возрос интерес к березовому соку, запасы которого огромны. Площадь березовых лесов составляет 9 млн га. Главные лесообразующие породы: *Betula platyphylla*, *B. costata*, *B. davurica* и *B. lanata*. При использовании только сотой части березовых древостоев ежегодно можно получать 2 млн т березового сока (Сухомиров, 2003). Современная промышленная подсочка на Дальнем Востоке началась в 1973 г. В последующее десятилетие в

период плановой экономики среднегодовой объем заготовок в регионе составлял 4,1 тыс. т, максимальным он был в 1988 г. – 5,4 тыс. т. В 90-е годы по ряду экономических причин перестроечного периода объем заготовок сока резко упал и не превышал 1,5 тыс. т. С прилавков магазинов он практически исчез, хотя потребность в нем огромна. В последние годы (2001–2004 гг.) стала возрождаться подсочка берез для промышленных заготовок. С 2004 г. березовый сок поставляется на экспорт в Японию в замороженном виде.

Ягодные (плодово-ягодные) съедобные растения Дальнего Востока насчитывают около 120 видов. В настоящее время организованными заготовками охвачены в различной степени 50 видов ягодных растений, представленных 17 наименованиями ягод: брусника, голубика, клюква, черника, смородина, жимолость, малина, рябина, черемуха, калина, морошка, боярышник, шикша, красника, лимонник, актинидия, виноград. Наиболее широко распространены брусника, голубика, клюква. Бруснике среди них принадлежит ведущее место по занимаемой площади, запасам и промысловой значимости. Биологический запас ее составляет 20 % от общего запаса ягод брусники по всей территории России и около 50% от общего запаса всех дикорастущих ягод на Дальнем Востоке (Нечаев, 2006). В целом по Дальнему Востоку среднегодовой биологический запас основных видов ягодных растений ориентировочно определен в 1,1 млн т; в угодьях производственного фонда он в прежние годы составил 230 тыс. т, а расчетный сбор – 128 тыс. т. Среднегодовой фактический сбор составил 15 тыс. т, степень освоения от расчетного сбора в производственном фонде – 12%. Степень освоения ресурсов производственного фонда по основным видам ягод составляла: 4% по клюкве, 10% по бруснике и 13% по голубике. В наибольшей степени осваивались ресурсы лимонника (60%), актинидии (50%), винограда (40%) и жимолости (29%). Очень слабо осваивались ресурсы боярышника (3%).

Ресурсы ягодных растений в настоящее время осваиваются в меньших объемах и крайне неравномерно по территории. Если раньше (до 90-х годов) 4/5 площади их массивов оставались недоступными, то позднее (с 90-х годов) уже 9/10 площади ягодников стали экономически недоступными для сбора. Отрицательно сказалась ликвидация ранее действующей широкой сети государственных и кооперативных промхозов, которые проводили значительную работу по освоению ресурсов дикорастущих ягод, других растений и грибов. С прекращением прежней деятельности промхозов объем заготовок дикорастущих ягод резко упал: в 2,5 раза в 1991–1995 гг. по сравнению с 1986–1990 гг. (Сухомиров, 2003). За последнее десятилетие из-за резкого роста транспортных расходов и других экономических факторов площадь производственного фонда дальневосточных ягодников резко сократилась, соответственно (в два раза) уменьшился и биологический запас дикорастущих ягод в нем (до 116 тыс. т), а их расчетный сбор составляет 65 тыс. т.

На Дальнем Востоке известно свыше 300 видов дикорастущих овощных растений, употребляемых людьми в качестве овощей, корнеплодов, пищевой зелени, приправы, заварки, ароматизаторов и др. Подавляющая их часть имеет лишь номинальное значение и является предметом любительских сборов для разового потребления. Для длительного хранения заготавливаются населением всего 5–6 видов овощных растений. В настоящее время в существенных количествах заготавливаются лишь папоротники – *Pteridium aquilinum* и *Osmundastrum asiaticum*, а также *Allium ochotense*, имеющие большой спрос не только у населения Дальнего Востока, но и на внешнем рынке – в Японии, Китае, Корее. В ближайшие годы могут представить интерес для заготовок: *Matteuccia struthiopteris, Sasa kurilensis*, а также виды родов *Athyrium*, *Impatiens*, *Petasites, Arctium, Angelica*, *Heracleum*, *Taraxacum*. Общий биологический запас дикорастущих овощных растений определяется ориентировочно в 270 тыс. т, в т.ч. в угодьях производственного фонда – 90 тыс. т. Эксплуатационный запас в производственном фонде оценен в 50–55 тыс. т, а размер ежегодного расчетного сбора – в 43–45 тыс. т (Сухомиров, 2003). Важнейшим видом среди овощных растений, освоенных промышленной заготовкой, является папоротник орляк. Общая площадь угодий с участием орляка определяется как минимум в 2 млн га. Биологический запас его в угодьях производственного фонда определяется в 30 тыс. т, а размер возможного сбора – 12 тыс. т. Заготовкой папоротника орляка впервые начали заниматься в 1969 г. В первые годы вся продукция шла в Японию. Объем заготовок в 1990 г. достиг 3,3 тыс. т, а общий сбор превысил 4 тыс. т. В производственном фонде освоено более 50% расчетного сбора, но из-за истощительного пользования ресурсы орляка в ряде мест оказались исчерпаны. Объем заготовок орляка резко сократился с 1993 г.

На Дальнем Востоке более 1000 видов лекарственных растений, известных в медицинской практике народов России и ряда стран Восточной Азии. Из них в настоящее время официально признаны около 200 видов. 65 видов растений, произрастающих на Дальнем Востоке, либо официально включены в Государственную фармакопею, либо на них имеются ГОСТы, МРТУ, ВТУ. Кроме официальных растений, произрастают 47 викарирующих видов, которые заменяют на Дальнем Востоке широко распространенные в других регионах России известные лекарственные растения. Большинство видов ле-

карственных растений, произрастающих в фитоценозах, малочисленны и не имеют промыслового значения. Но есть и такие, которые растут массово на больших площадях, имеют большие запасы сырья и определенную рыночную перспективность: *Schisandra chinensis, Acorus calamus, Ledum hypoleucum, Bergenia pacifica*, *Phellodendron amurense, Vaccinium vitis-idaea, Menyanthes trifoliata*, *Persicaria hydropiper, Dioscorea nipponica, Chamerion angustifolium*, *Urtica angustifolia*, *Convallaria keiskei, Lespedeza bicolor*, *Polygonum aviculare, Achillea asiatica*, *Chelidonium asiaticum*, *Bidens tripartita*, виды родов *Rosa, Rubus, Ribes, Crataegus, Sorbus* и многие другие растения, включая ягодные, овощные, медоносные, соковые, ореховые. В настоящее время наибольшее значение имеют *Aralia elata* и *Eleutherococcus senticosus*. Аралия растет в ареале кедрово-широколиственных лесов на юге Приамурья и в Приморье. Производственный фонд ее составляет 1,6 млн га, биологический урожай корней – 11,6 тыс. т, а расчетный размер ежегодного пользования – около 400 т. Элеутерококк широко распространен в Приморье, Приамурье и на юге Сахалина. Заросли его занимают около 16 млн га и продуцируют 83,2 тыс. т корней, что позволяет ежегодно изымать 2,9 тыс. т сырья (Сухомиров, 2003).

Некоторые виды лекарственных растений, имеющие ограниченные природные запасы сырья, включены в «Красные книги»: *Taxus cuspidata*, *Oplopanax elatus*, *Panax ginseng*, *Paeonia obovata*, *Rhodiola rosea* и др. Природные промысловые популяции таких видов нуждаются в постоянном контроле – заготовку сырья необходимо допускать только на отдельных участках, строго ее лимитировать и лицензировать, вести с учетом научно обоснованных рекомендаций. Для отдельных видов необходимо более широкое введение их в культуру и окультуривание дикорастущих зарослей.

На юге Дальнего Востока, особенно в зоне кедрово-широколиственных лесов, произрастают свыше 300 видов дикорастущих медоносных и пыльценосных растений, из них основных – 25–30 видов (Сухомиров, 2003; Прогунков, 2004). Сроки цветения медоносов в течение вегетационного сезона различны. На Дальнем Востоке выделяются четыре основные фенологические группы медоносных растений: ранневесенние, весенние, летние и позднелетние (Прогунков, 2004). Главные медоносные растения летнего периода, на базе которых развивается дальневосточное пчеловодство: *Tilia amurensis*, *T. taquetii*, *T. mandshurica*, *Phellodendron amurense* и *Acer mono*. За время цветения этих видов пчелы собирают до 90% общего объема меда, в т.ч. 70–80% липового меда.

Площадь лесов с преобладанием главного медоноса липы составляет 789,8 тыс. га (Сухомиров, 2003). Однако липа входит в состав практически всех типов леса кедрово-широколиственной зоны и их производных, а это значит, что площадь с ее участием составляет не менее 7–8 млн га. Каждые 100 га такого леса в медоносные годы могут дать до 4 т меда. Почти половина насаждений с участием липы в Приморье и Приамурье может быть использована для развития пчеловодства. На всей площади массивов липы можно содержать до 500–600 тыс., а по всему ареалу липы – до 1 млн пчелиных семей и получать до 40–50 тыс. т товарного меда за сезон. Однако это уникальное природное богатство используется крайне недостаточно. Так, в Приморье в отдельные прежние годы заготавливали не более 8–9 тыс. т меда (Прогунков, 2004). В настоящее время заготавливают значительно меньше. В Приморском и Хабаровском краях насчитывается около 200–300 тыс. пчелиных семей, и многие пчеловодные хозяйства пока остаются нерентабельными. В последние годы идет интенсивная рубка липы, что может очень резко сократить местную кормовую базу пчеловодства. На состояние кедрово-широколиственных лесов весьма негативное влияние оказывают также лесные пожары.

На Дальнем Востоке произрастают 144 вида эфирномасличных растений, из которых наиболее значимы представители семейства *Pinaceae: Abies nephrolepis, Picea ajanensis, Pinus pumila, P. koraiensis, Larix gmelinii* и др. С 1984 г. на Дальнем Востоке организовано промышленное производство пихтового масла ежегодно более 60 т, а в дальнейшем и пихтовой воды. Организовано промышленное производство кедровостланикового масла в Магаданской области; масел – пихтового, елового, лиственничного – в Приморском крае. Все эти продукты прошли медицинские испытания в медучреждениях городов Владивостока, Хабаровска, Красноярска, Москвы.

Литература

Нечаев А.А. Брусничники Хабаровского края (природные особенности развития, продуктивность, рациональное освоение): Автореф. дис. …канд. биол. наук. Владивосток, 2006. 25 с.

Прогунков В.В. Ресурсы медоносных растений юга Дальнего Востока. Хабаровск, 2004. 253 с.

Сухомиров Г.И. Использование недревесных растительных ресурсов Дальнего Востока // Современное состояние недревесных растительных ресурсов России. Киров, 2003. С. 113–120.

Тагильцев Ю.Г., Колесникова Р.Д., Нечаев А.А. Дальневосточные растения – наш доктор. Хабаровск, 2004. 520 с.

Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М., 1975. 328 с.

СОДЕРЖАНИЕ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ У ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ (*MEDICAGO SATIVA* L.)

Никитина Е.В., Стрельцина С.А., Конарев А.В., Дзюбенко Н.И.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Согласно современным воззрениям, вторичные метаболиты играют главную роль в биохимической адаптации растений, многие из них обладают биологической активностью (Пасешниченко, 2001; Dixon, Paiva, 1995; Sylwia et al., 2006). Являясь биологически активными веществами, вторичные метаболиты растений могут быть полезны для здоровья человека и находят применение в фармацевтике. В этом смысле люцерна посевная не является исключением (Duke, 1992). Но, с другой стороны, именно в силу биологической активности, некоторые группы вторичных метаболитов люцерны могут оказывать отрицательное воздействие на жизнедеятельность сельскохозяйственных животных и таким образом снижать ценность люцерновых кормов (Howarth, 1988; Organisation for Economic Cooperation and Development, 2005). Как в смысле использования в качестве лекарственных средств и биологически активных добавок, так и в связи с проблемой качества кормов, представляют интерес такие группы вторичных соединений люцерны, как сапонины (Klita et al., 1996), фитоэстрогены (Latune-Dada, Lucas, 1985), танины (Tanner et al., 1995; Barry, 1989), флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты (Kowalska et al., 2007).

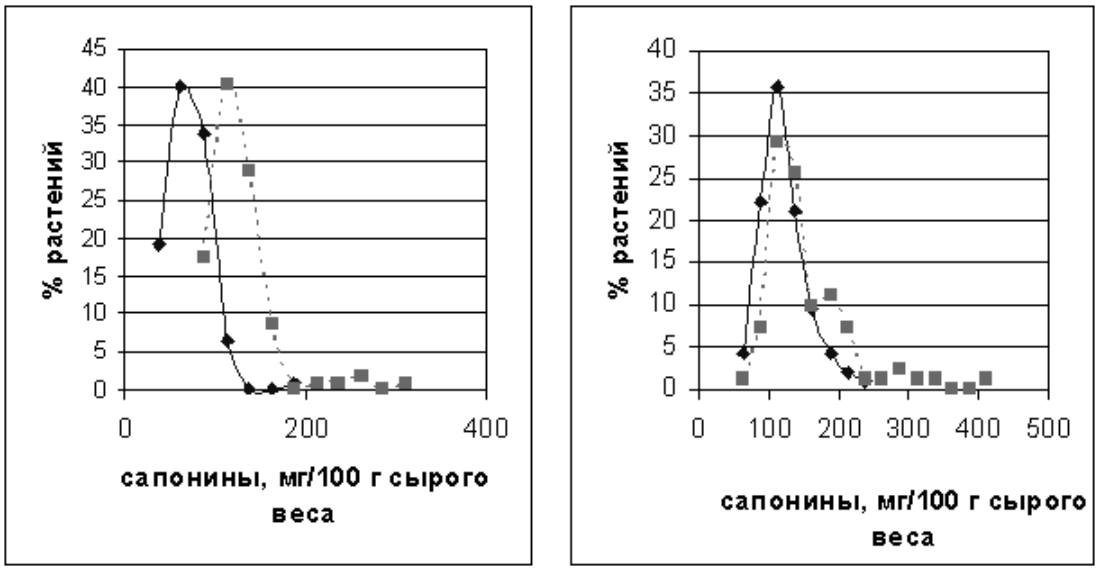
Люцерна посевная (*Medicago sativa* L.) – перекрестноопыляющаяся культура, для которой показана высокая внутрипопуляционная изменчивость по биохимическим признакам (Полякова, Ершова, 1985, 2000). При этом данных, характеризующих эту изменчивость по содержанию вторичных метаболитов, в научной литературе мало. В связи с вышеизложенным, нами была поставлена задача охарактеризовать закономерности изменчивости содержания важных в практическом плане групп вторичных метаболитов на примере двух селекционных популяций люцерны посевной.

Объектами исследования служили две взятые в качестве модельных селекционные популяции люцерны посевной, выращенные на Павловской опытной станции ВИР: популяция Д-2, несущая мутацию многолисточковости (ген mf), и популяция Д-6, характеризующаяся повышенной семенной продуктивностью. Для определения содержания сапонинов и фитоэстрогенов использован метод инфракрасной спектроскопии (прибор Inframatic-8620). Калибровочные кривые для работы этим методом построены по данным, полученным методами гемолитического индекса для сапонинов (Илиева, Васильева, 1989) и тонкослойной хроматографии на силикагеле для фитоэстрогенов (Ермаков, 1987). Содержание танинов определено с ванилиновым реактивом, а содержание флавоноидов и фенолкарбоновых кислот – с использованием бумажной хроматографии (Самородова-Бианки, Стрельцина, 1990). С помощью стандартной программы Microsoft Excel 2000 построены кривые распределения растений в популяциях по величине изученных показателей.

Анализ биохимических признаков индивидуальных растений позволил оценить по ним характер распределения растений в популяции. Полученные данные представлены в виде графиков, отражающих состав изученных популяций по анализируемым признакам. Популяции разбиты на группы, соответствующие определенным интервалам значений признаков. Таким образом, графики дают представление о частоте встречаемости растений с определенным содержанием изучаемых веществ в рассматриваемой популяции.

Поскольку в практическом плане люцерна посевная, прежде всего, высокобелковая кормовая культура, мы сочли необходимым определить также содержание белка в изученных растениях. Наши данные по средней пробе (15,39–17,10% белка на сухой вес) в целом соответствовали результатам, полученным другими авторами (Абдушаева и др. (2006) – 10,5–17,5% белка на сухой вес; Ensminger et al. (1990) – 17,9%). По содержанию белка на уровне индивидуальных растений обе исследованные популяции характеризовались их распределением, близким к нормальному распределению Гаусса. Анализ полученных данных показал, что растения как с низким, так и в особенности с высоким содержанием белка (т. е. характеризующиеся крайними значениями данного показателя), менее устойчивы к вымерзанию. Содержание белка у большинства растений не было стабильным в течение срока изучения. Практически неизменным оказалось содержание белка только у 35% растений в популяции Д-2 и у 21% растений популяции Д-6.

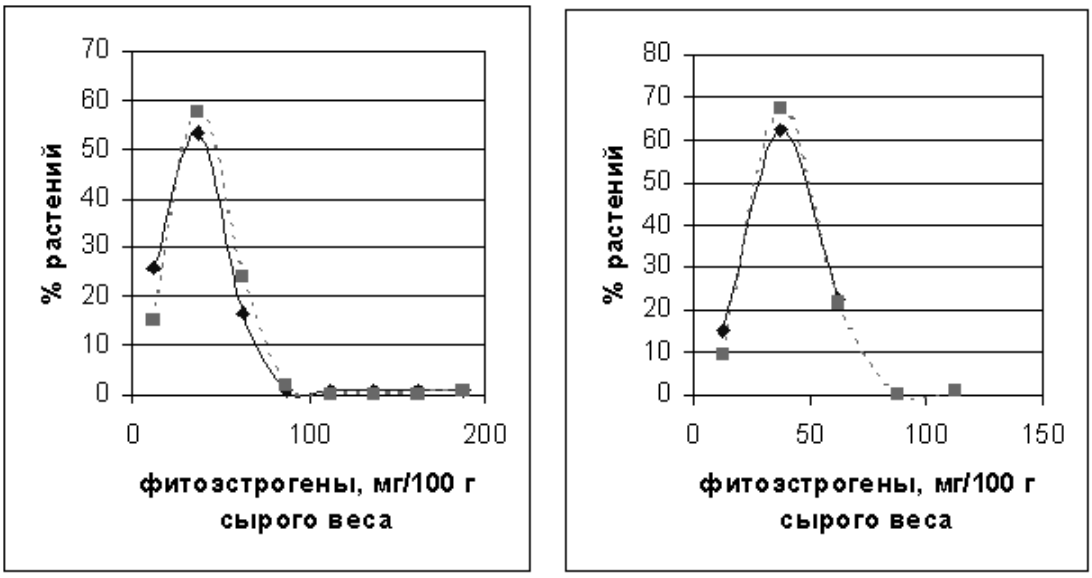
По данным Nowacka и Oleszek (1994), общее содержание сапонинов в надземной части люцерны посевной составляет 1,49% на сухой материал. В наших исследованиях среднее содержание сапонинов у растений люцерны было существенно ниже – 0,51%. В обеих исследованных популяциях люцерны распределение растений по содержанию сапонинов отличалось от нормального распределения Гаусса – большинство растений содержало относительно мало сапонинов при наличии малочисленной группы растений с высоким содержанием данных веществ (рис. 1). Закономерность распределения вымерзших растений по содержанию сапонинов оказалась сходной таковой по содержанию белка. Вымерзшие растения этой популяции в основном содержали или особенно много, или особенно мало сапонинов. В изученных популяциях люцерны выделены растения, у которых содержание сапонинов за два года исследования практически не изменилось. Таких растений оказалось немного: 9,8% в популяции Д-2 и 14,8% в популяции Д-6.



А Б

Рис. 1. Распределение растений люцерны по содержанию сапонинов
1996 г.: n (Д-2) = 110, n (Д-6) = 114 , 1997 г.: n (Д-2) = 95, n (Д-6) = 82
популяция д-2
популяция д-6

Изученные селекционные популяции люцерны характеризовались в целом низким содержанием фитоэстрогенов, однако в обеих популяциях присутствовали отдельные растения с относительно высоким содержанием этих веществ (рис. 2). Среди вымерзших растений большинство составили те, у которых содержание фитоэстрогенов было минимальным. Растения с наиболее высоким содержанием фитоэстрогенов также были менее жизнеспособны, однако среди них выжило значительно больше особей, чем среди тех, которые накапливали мало данных веществ. Была выделена группа растений, характеризующихся стабильным содержанием фитоэстрогенов. Их оказалось немного – 11% среди растений популяции Д-2 и 18% среди растений популяции Д-6.



А Б

Рис. 2. Распределение растений люцерны по содержанию фитоэстрогенов
А – 1996 г.; n (Д-2) = 120, n (Д-6) = 116, Б – 1997 г.; n (Д-2) = 95, n (Д-6) = 82
популяция д-2
популяция д-6

Распределение растений внутри популяции по содержанию и танинов, и флавоноидов, и фенолкарбоновых кислот для обеих исследованных популяций также характеризовалось наличием малочисленных групп растений с более высоким содержанием этих веществ, чем у большинства растений популяции (данные за один год изучения).

Из исследованных нами признаков наименее вариабельным оказалось накопление растениями белка (коэффициенты вариации за два года исследования 7,55–10,72%). Максимальная изменчивость наблюдалась по содержанию флавоноидов и фенолкарбоновых кислот (коэффициент вариации для популяции Д-2 составил 61,77%, а для Д-6 – 62,3%). В целом, изменчивость по накоплению вторичных метаболитов была значительно выше, чем по накоплению белка. На наш взгляд, это свидетельствует об участии вторичных метаболитов растений в приспособлении к меняющимся условиям внешней среды.

На основании отмеченного выше можно сделать вывод о том, что распределение растений внутри исследованных популяций люцерны по содержанию антипитательных соединений – продуктов вторичного метаболизма растений (сапонины и фитоэстрогены, а также танины, флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты) имело сходный характер. Большинство растений популяций накапливало относительно небольшие количества данных веществ, при этом в популяциях присутствовали малочисленные группы растений, характеризующиеся высоким содержанием данных групп соединений. По всей видимости, такое соотношение растений обеспечивает наибольшую жизнеспособность популяции в целом и формируется в процессе эволюции. В практическом плане растения с пониженным содержанием вторичных метаболитов могут рассматриваться как исходный материал для селекции на качество кормов, а с повышенным – для использования в качестве лекарственного сырья.

Литература

Абдушаева Я.М., Дегунова Н.Б., Кун С.В. Создание агрофитоценозов люцерны в условиях Новгородской области. Фундаментальные исследования. 2006. № 5. С. 21–24.

Илиева А., Васильева Б. Оценка сортов и селекционного материала люцерны по содержанию сапонинов гемолитическим методом. Растен. науки. 1989. Ч. 26. № 9. С. 45–49.

Исследование биологически активных веществ плодовых культур. Под ред. Г.Б. Самородовой-Бианки. Л.: ВНИИР. 1989. 80 с.

Методы биохимического исследования растений. Под ред. А.И. Ермакова. 3-е изд., перераб. и доп. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.

Пасешниченко В.А. Растения – продуценты биологически активных веществ. Соросовский образовательный журнал. Т. 7. № 8. 2001. С. 13–19.

Полякова Л.В., Ершова Э.А. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость люцерны желтой по некоторым биохимическим признакам. Сибирский вестник с.-х. науки. 1985. № 4. С. 37–41.

Полякова Л.В., Ершова Э.А. Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутрииндивидуального (эндогенного) уровня. Химия растительного сырья. 2000. № 1. С. 121–129.

Barry T.N. and McNabb W.C. The implications of condensed tannins on the nutritive value of temperate forages fed to ruminants. Br. J. Nutr. 1999. 81: 263–272.

Consensus document on compositional considerations for new varieties of alfalfa and other temperate forage legumes: key feed nutrients, anti-nutrients and secondary plant metabolites. 2005. Organisation for Economic Cooperation and Development. http://www.oecd.org

Dixon R., Paiva N. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. The Plant Cell. 1995. 7: 1085–1097.

Duke J.A. Handbook of phytochemical constituents of GRAS herbs and other economic plants. Boca Raton, FL. CRC Press. 1992.

Howarth R.E. Antiquality factors and nonnutritive chemical components. In Hanson (ed.) et al. Alfalfa and alfalfa improvement. ASA-CSSA. Agronomy Monograph. 1988. 29: 493–514.

Ensminger M.E., Oldfield. J.E. and Heinemann W.W. 1990. Feeds & Nutrition. 2nd Edition. Ensminger Publishing Co., Clovis, CA, USA.

Klita P.T., Mathison G.W., Fenton T.W., Hardin R. T. Effects of alfalfa root saponins on digestive function in sheep. J. Anim. Sci. 1996. 74: 1144–1156.

Kowalska I., Stochmal A., Kapusta I. et al. Flavonoids from barrel medic (*Medicago truncatula*) aerial parts. J. Agric. Food Chem. 2007. 55(7): 2645–52.

Latunde-Dada A.O., Lucas J.A. Involvement of the phytoalexin medicarpin in the differential response of callus linesof lucerne (*Medicago sativa*) to infection by verticillium albo-atrum. Physiol. Plant Path. 1985. 26: 31–42.

Nowacka J., Oleszek W. Determination of alfalfa (*Medicago sativa*) saponins by high performance liguid chromatography. J. Agric. Food Chem. 1994. 42(3): 727–30.

Sylwia G., Leszczynski B., Oleszek W. Effect of low and high-saponin lines of alfalfa on pea aphid. J. Insect Physiol. 2006. 52(7): 737–743.

Tanner G.J., Moate P., Dailey L., Laby R. and Larkin P.J. Proanthocyanidins (condensed tannins) destabilise plant protein foams in a dose dependent manner. Aust. J. Agric. Res. 1995. 46: 1101–1109.

О КОМПОНЕНТНОМ СОСТАВЕ ЭФИРНЫХ МАСЕЛ *DRACOCEPHALUM MULTICOLOR*, *MYRICA TOMENTOSA* И *PANZERINA LANATA*

Ткаченко К.Т.[1], Ткачев А.В.[2]

[1]*Санкт–Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
[2]*Новосибирск, Институт органической химии СО РАН*

В период полевых работ на Дальнем Востоке и Алтае было собрано сырье надземной массы ряда эфирномасличных растений и из него выделено масло, химический состав которых ранее не был исследован (Растительные ресурсы СССР, 1984, 1991).

Dracocephalum multicolor Kom. (*Lamiaceae*) или змееголовник многоцветный, распространен в Приморье. Трава в период цветения была собрана на меловых выходах в Ольгинском районе.

Myrica tomentosa (DC) Aschers. et Graebn. (*Myricaceae*) восковница пушистая или мирт болотный, широко распространена на Дальнем Востоке. Олиственные побеги были собраны в Елизовском районе на Камчатке.

Panzerina lanata (L.) Sojak syn. *Panzeria argyracea* Kuprian., *P. lanata* (L.) Bunge (*Lamiaceae*) панцерия или панцерина шерстистая – растение Западной и Восточной Сибири, Алтая. Трава в период массового цветения была собрана в районе пос. Чемал, в долине р. Катунь (Горно-Алтайская республика).

Эфирное масло из сырья было выделено в лабораторных условиях методом гидродистилляции. Его содержание в сухой массе *D. multicolor*, *M. tomentosa* и *P. lanata* составляло от 0,01 до 0,07%. Хромато-масс-спектрометрический анализ эфирных масел проведен аналогично ранее опубликованным методом (Ткаченко и др., 2001).

В составе эфирного масла травы *Dracocephalum multicolor* установлено наличие следующих компонентов (%): α-туйон (0,1 %), α-пинен (3,1), камфен (0,1), вербенен (0,2), сабинен (0,1), β-пинен (1,4), окт-1-ен-3-ол (0,4), 3-октанон (0,1), меситилен (0,8), 3-октанол (0,2), псевдолимонен (0,2), α-терпинен (0,4), 1,2,4-триметилбензен (0,3), р-цимол (2,2), лимонен (1,1), 1.8-цинеол (13,3), γ-терпинен (1,0), сабинен (0,5), линалоол (0,4), филифолон (0,7), изофорон (0,7), р-цис-мент-2-ен-1-ол (0,5), хризантенон (10,2), транс-пинокарвеол (1,2), цис-вербенол (0,3), транс-вербенол (1,8), пинокамфеол (1,2), пинокарвон (1,0), изо-пинокамфон (7,3), терпинеол-4 (2,8), криптон (3,4), α-терпинеол (0,9), миртенол (1,6), транс-пиперитол (0,1), вербенон (0,3), транс-карвеол (0,3), аустролол (0,3), 3Z-гексил-2-метилбутаноат (0,3), куминовый альдегид (3,7), карвон (0,3), пиперитон (0,2), цис-хризантенилацетат(0,4), фелландрал (0,3), куминовый спирт (0,5), миртенилацетат (0,2), кубебен (0,3), нерилацетат (0,3), β-бурбонен (1,0), кариофиллен (0,1), алло-аромадендрен (0,1), γ-кадинен (0,3), транс-каламенен (1,3), α-кадинен (0,1), α-калокорен (0,7), изо-кариофилленэпоксид (0,8), спатуленол (3,2), кариофиллен оксид (8,5), гумулен-6,7-эпоксид (1,4), 1,10-ди-эпи-кубенол (0,5), кариофилла-4 (12), 8(13)-диен-5-ол (0,3), α-кадинол (0,5), кадален (0,4), 14-нор-муурол-5-ен-4-он (2,2).

В составе эфирного масла листьев *Myrica tomentosa* установлено наличие следующих компонентов: α-пинен (1,0 %), β-мирцен (2,8), фелландрен (0,4), р-цимол (3,7), лимонен (3,6), 1,8-цинеол (2,9), линалоол (0,8), терпинеол-4 (0,4), α-терпинеол (0,3), терпенилацетат (0,9), копаен (0,2), бурбонен (0,8), β-элемен (0,3), бензил-3-метилбутаноат (0,3), γ-элемен (0,8), алло-аромадендрен (0,4), γ-мууролен (0,8), β-селинен (0,8), Z,E-α-фарнезен (1,8), E,E- α-фарнезен (0,5), γ-кадинен (0,3), селина-4 (15), 7(11)-диен (2,6), селина-3,7(11)-диен (2,7), Е-неролидол (7.0), оксид кариофиллена (0,8), β-элеменон (1,1), поросадиенол (1,0), гермакрон (39,4 %).

В составе эфирного масла травы *Panzerina lanata* установлено наличие следующих компонентов (%): α-туйон (1.3), α-пинен (2,7), сабинен (0,7), β-пинен (0,2), мирцен (0,5), α-фелландрен (0,1), α-терпинен (0,3), р-цимол (0,6), лимонен (0,9), цис-β-оцимен (0,1), транс-β-оцимен (0,1), γ-терпинен (0,3), терпинолен (0,6), линалоол (0,2), терпинеол-4 (0,3), пулегон (0,1), тетрадецен (0,4), копаен (0,7), β-бурбонен (2,6), α-бурбонен (0,2), β-кубебен (0,2), β-элемен (0,4), кариофиллен (1,5), β-копаен (0,4), γ-элемен (0,1), изогермакрен D (0,2), гумулен (0,5), алло-аромадендрен (0,9), γ-мууролен (0,2), гермакрен D (7,0), Е-β-ионон (0,2), бициклогермакрен (4,5), гермакрен А (0,3), γ-кадинен (0,2), селина-3,7(11)-диен (0,5), сальвиадиенол (0,4), гермакрен В (0,2), Е-неролидол (0,8), спатуленол (2,5), сальвиал-4(14)-ен-1-он (0,7).

Эти виды находят применение в качестве лекарственного сырья в народной медицине. Листья *Myrica tomentosa* на Камчатке добавляют в чай при простудных заболеваниях. Траву *Panzerina lanata* на Алтае используют широко при внутренних воспалительных процессах, при болях в сердце, при упадке сил; часто – как панацею для лечения различных заболеваний. Траву *Dracocephalum multicolor* в Приморье используют в отварах для промывания ран, при гнойничковых поражениях кожи, пьют как чай при простудных заболеваниях.

Литература

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae – Limoniaceae*. Л., Наука, 1984. С. 170–171.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Hippuridaceae – Lobeliaceae*. Л., Наука, 1991. С. 19; 62.

Ткаченко К.Г., Покровский Л.М., Ткачев А.В. Компонентный состав эфирных масел некоторых видов *Heracleum* L., интродуцированных в Ленинградскую область. Сообщение 1. Эфирные масла корней // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 3. С. 72–78.

ГЕОИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В БОТАНИЧЕСКОМ РЕСУРСОВЕДЕНИИ КАРЕЛИИ

Токарев П.Н., Антипин В.К.

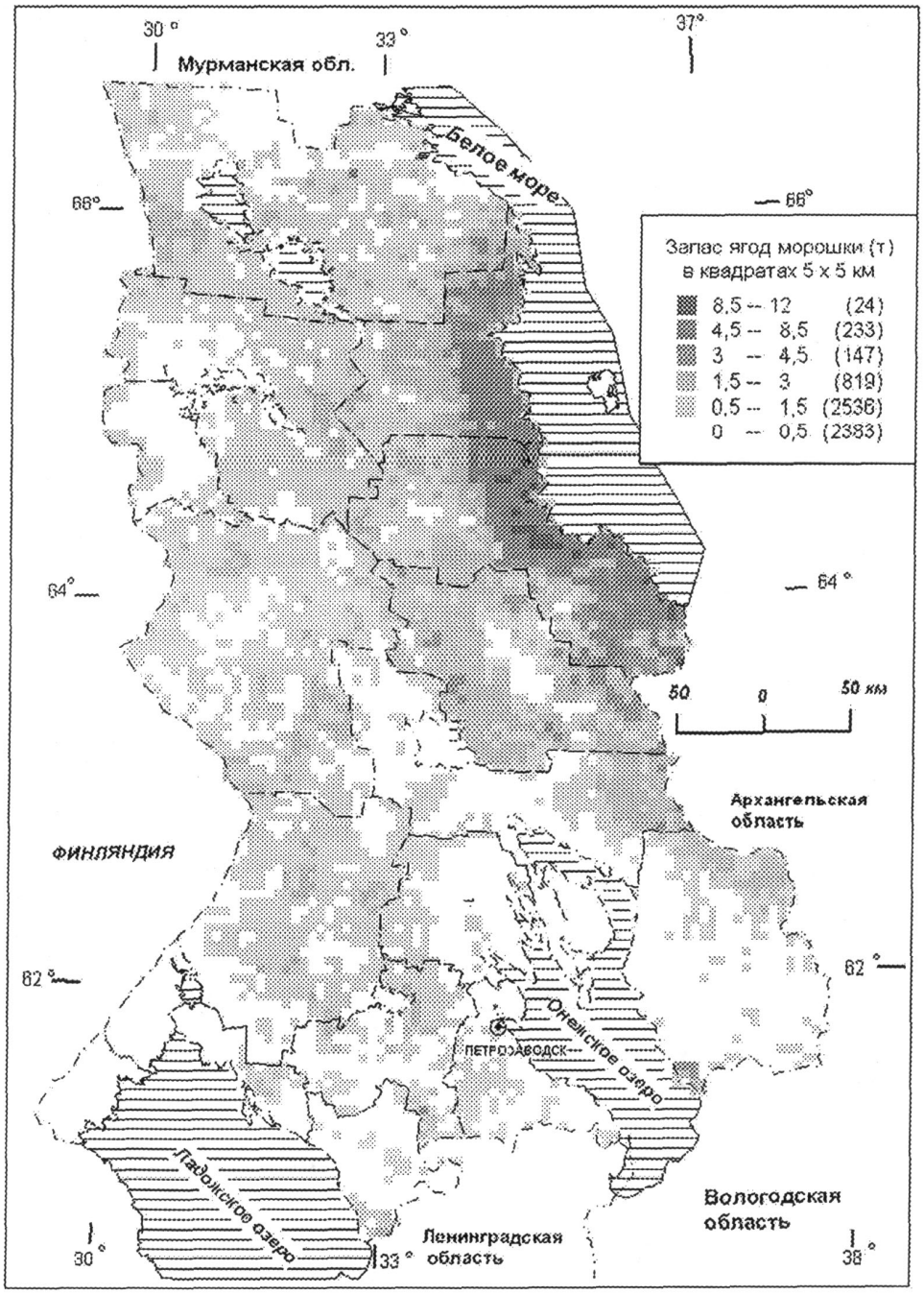
Петрозаводск, Институт биологии Карарельского начуного центраРАН

Одним из направлений развития фундаментальных исследований в области ресурсоведения являются оценка современного состояния ресурсов важнейших лекарственных и пищевых растений (Буданцев, 2005) и разработка системы информационного обеспечения по биоресурсам в масштабах страны (Павлов, Стриганова, 2005). Современные технологии географических информационных систем (ГИС), как научное и прикладное направление помогают реализовать эту задачу. ГИС – это набор компьютерного оборудования, географических данных и программного обеспечения для сбора, обработки, хранения, моделирования, анализа и отображения всех видов пространственно привязанной информации. ГИС – это и среда, которая связывает географическую информацию (где что находится) с описательной (что собой это представляет). В отличие от обычных бумажных карт, электронная ГИС-карта предоставляет в распоряжение исследователя множество слоев разнообразной общегеографической и тематической информации (Гохман, 2007). Информационная же ценность самой по себе карты уже давно определена видным географом Н.Н. Баранским (1960: 91): «Карта – это альфа и омега географии, начальный и конечный момент географического исследования».

В лаборатории болотных экосистем УРАН Института биологии КарНЦ РАН создана локальная ГИС «Болота Карелии», состоящая из следующих слоев: «Типы болот», «Исследованные болота», «Болота-торфяники», «Заболоченность в квадратах 5 × 5 км» и «Осушенные земли». Она относится к настольным ГИС, работающих в среде MapInfo, и состоит из банка геоданных и электронных карт. На ее основе разрабатывается информационно-справочная ГИС «Биоресурсы болот Карелии», которая призвана обеспечить удобный и быстрый доступ к информации, ее наглядную визуализацию и, при необходимости, создание бумажной ресурсоведческой карты на ту или иную территорию.

Ботаническое ресурсоведение опирается на составление специальных карт, которые дают представление о размещении и концентрации запасов определенных видов сырья на конкретных территориях (Основные понятия.., 2001). Специальные карты это – отфильтрованная, генерализованная и акцентированная на нужные аспекты информация, положенная на единообразную географическую модель местности (Коросов, Коросов, 2006). Применительно к нашим целям – в аспекте задач ботанического ресурсоведения. Информационная ценность ресурсоведческих слоев (тем) таких карт возрастает, если они будут созданы на единой картографической основе и в одной системе географических координат. В настоящее время такой основой служат векторная карта Карелии и растровые космические снимки Landsat7, которые геометрически скорректированы в системе географических координат проекции UTM, 36 зона / Северное полушарие / мировой системы – WGS 84. Космоснимки легко визуализируются на экране компьютера в среде настольных географических информационных систем на базе лицензионной программы MapInfo. Эти условия нами соблюдены, что дает возможность проводить ресурсоведческие исследования в Карелии на основе современных космических и компьютерных технологий, объединяющих в единое целое геоинформатику и средства дистанционного зондирования Земли (аэро- и космосъемка).

ГИС-технологии позволяют по космическим снимкам спутников «Landsat 7», «Spot» проводить регистрацию географических координат не только современных подспутниковых исследований, но и всех фондовых и архивных материалов, накопленных в период ресурсоведческих работ, с использованием аэрофотоснимков болот. Для этого необходимо провести электронное копирование (сканером или цифровым фотоаппаратом) всех архивных и фондовых материалов ресурсоведческих исследований, в том числе и различных картосхем, накопленных в лаборатории болотных экосистем. Ресурсоведческая информация векторизуется и регистрируется в системе географических координат программой MapInfo в виде отдельных слоев. Каждый такой слой посвящен одной теме или одному виду ресурсов. Главной целью компьютерной обработки всей ресурсоведческой цифровой информации, с помощью ГИС-технологий, является создание цифровых ресурсоведческих карт Карелии, например, запасов клюквы болотной (*Oxycoccus palustris*), морошки (*Rubus chamaemorus*) и вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata*).



Картограмма биологических ресурсов морошки в Карелии

Управление ресурсоведческой информацией по указанным видам ягодных растений болот Карелии требует создания большого количества электронных тематических слоев и автоматически увязанного с ними банка геоданных в среде ГИС программы MapInfo. В первую очередь, на основе результатов многолетних исследований был создан банк геоданных биологических особенностей ценопопуляций клюквы и морошки, их эколого-ценотической приуроченности и продуктивности в основных типах болотных сообществ (Елина, 1971, 1975; Клюква в Карелии, 1986).

Для реализации этой задачи все накопленные в лаборатории ресурсоведческие архивы (геоботанические бланки описаний, ведомости по учету урожайности сырья, планшеты дешифровки растительности болот по аэрофотоснимкам) были переведены в цифровой вид. В результате в растровый формат было переведено около тысячи планшетов дешифровки по аэрофотоснимкам растительности болот и свыше 470 геоботанических описаний болотных участков, хранящихся на перфокартах в фондах лаборатории. Каждый

блок перфокарт содержит, как правило, схему болота с указанием мест геоботанических описаний и сами геоботанические описания с данными по обилию клюквы, морошки и вахты. Для расчета биологических ресурсов многолетних данных учетов их урожайности в основных типах болотных участков на постоянных пробных площадях болот ключевых территорий (КТ) использована программа *Excel*, совместимая с *MapInfo*. В северной Карелии учеты проводились на КТ «Шомба» с болотными массивами «Заповедное», «Сухое» и «Шомбашуо» (Клюква.., 1986); в южной – КТ «Киндасово» на болотной системе «Неназванное-Мустосуо» (Юдина, Максимова, 2005) и КТ «Обжа» – на болоте «Сегежское» (Токарев, 1989, 2001).

В настоящее время на основе электронного слоя «Заболоченность в квадратах» составлена картограмма биологических ресурсов клюквы в Карелии (Токарев, 1998; Антипин, Токарев, 2008). Для ускорения процесса дешифровки космоснимков Landsat7 разрабатывается электронный атлас «Эталонные изображения основных типов болотных участков на материалах дистанционного зондирования Земли». В этом Атласе дешифровочные признаки изображений (тон или цвет, размер, форма, рисунок и размещение) сопоставляются с ресурсоведческими показателями наземно исследованных болотных ягодников (Елина, 1971, 1975; Токарев, 1991).

Информационная система ГИС «Биоресурсы болот Карелии» позволяет охватить географию многолетних ресурсоведческих исследований, проведенных в республике. Последовательно открывая на экране компьютера слои «Исследованные болота», «Осушенные земли», «Дорожная сеть» и «Плотность населения», можно оценить степень доступности и современное состояние растительных ресурсов болот. В этом случае ГИС дает возможность дать комплексную (экономическую) оценку ресурсов, например, ягод клюквы и морошки в границах административных районов Карелии.

Таким образом, в настоящее время, когда цифровые карты, космоснимки и персональные компьютеры стали практически доступными, весь этот мощный арсенал компьютерных технологий получения, хранения и обработки информации служит целям ботанического ресурсоведения. Тем самым, при анализе и обобщении ресурсоведческой информации, ГИС-технологии избавляют пользователя от рутинной работы с ее громоздкими бумажными носителями и большим количеством архивного материала. Кроме того, создаваемая в лаборатории информационно-справочная ГИС «Биоресурсы болот Карелии» выводит ресурсоведческие работы на современный уровень науки.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования», № гос. Регистрации 01.2.006 08825.

Литература

Антипин В.К., Токарев П.Н. Разработка методики составления электронных картографических баз данных растительных ресурсов болот Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. Серия: биогеография. Вып. 12. Петрозаводск, 2008. С. 7–8.

Баранский Н.Н. Методика преподавания экономической географии. М., 1960.

Буданцев А.Л. Оценка современного состояния ресурсов важнейших лекарственных и пищевых растений флоры России // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М., 2005. С. 87–92.

Гохман В.М. Географический подход к познанию нашего мира. Arcreview. Современные геоинформационные технологии. 2007. № 4 (43). С. 1–2.

Елина Г.А. Динамика урожайности ягод на болотах Карелии // Лесные растит. Ресурсы южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 125–135.

Елина Г.А. Использование аэрофотосъемки и тематических карт для оценки продуктивности болотных ягодников // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск, 1975. С. 34–41.

Клюква в Карелии / В.Ф. Юдина, З.М. Вахрамеева, П.Н. Токарев, Т.А. Максимова. Петрозаводск, 1986. 204 с.

Основные понятия и термины ботанического ресурсоведения. Петрозаводск, 2001. 105 с.

Павлов Д.С., Стриганова Б.Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. Сборник научных статей. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. С. 4–20.

Коросов А.В., Коросов А.А. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии: учебное пособие. Петрозаводск, 2006. 186 с.

Токарев П.Н. Динамика урожайности клюквы в Южной Карелии // Принципы и методы рационального использования дикорастущих полезных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. С. 81–88.

Токарев П.Н. Разработка методики составления «Карты распределения болот Карелии» в системе регулярных квадратов 10×10 километров // Биоразнообразие, динамика и охрана болотных экосистем восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998. С. 132–134.

Токарев П.Н. Охрана болот-ягодников в Карелии: Препринт докл. на заседании Ученого совета Института биологии КарНЦ АН СССР. Петрозаводск, 1991. 32 с.

Токарев П.Н. Многолетний мониторинг плодоношения Oxycoccus palustris на Сегежском болоте и компьютерное картирование ресурсов клюквы // Биоразнообразие Европейского Севера: теор. основы изучения, соц.-правовые аспекты использования и охраны. Тез. докладов межд. конференции. Петрозаводск, 2001.

Юдина В.Ф., Максимова Т.А. Динамика урожайности клюквы болотной в южной Карелии // Экология. 2005. № 4. С. 264–268.

БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ДИКОРАСТУЩИХ ЛУКОВ БАШКОРТОСТАНА В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

Тухватуллина Л.А.

Уфа, Ботанический сад-институт УНЦ РАН

Важным этапом работы при интродукции дикорастущих полезных растений является установление их питательной или декоративной ценности. Потребительская их ценность как пищевых, лекарственных, кормовых растений определяется специфическим, качественным и количественным составом химических веществ. Химическому составу луков, особенно окультуренных, как важных овощных растений, в литературе уделяется значительное внимание (Казакова, Луковникова, 1959; Делова, 1959, 1964; Казакова, Мищик, 1961; Черемушкина и др., 1992 и др.). Приводимые в литературе сведения о химическом составе луков указывают на их исключительно высокую пищевую ценность. Авторы отмечают, что виды рода *Allium* L. содержат значительное количество белков, жиров, сахаров, каротина, витаминов А, B_1, B_2, РР, С, стероидных и флавоновых глюкозидов, органических кислот, кумаринов, фитонцидов. Они богаты минеральными солями, важными для человека аминокислотами, а также макро- и микроэлементами.

Коллекционный фонд Уфимского Ботанического сада насчитывает свыше 50 видов и форм представителей рода *Allium*, 13 видов луков интродуцировано из флоры Башкортостана. В данном сообщении представляются сведения по содержанию химических и некоторых биологически активных веществ в листьях некоторых корневищных луков Башкортостана при интродукции. Химические анализы выполнены в лабораториях отдела химического анализа кормов растениеводческой и пищевой продукции в ФГУ «Центр агрохимической службы «Башкирский». Количественное определение содержания витамина С проводилось в БНИИСХ по общепринятой методике (Ермаков и др., 1972). Пробы листьев отбирали в утренние часы в фазу массового отрастания листьев (весной) у половозрелых особей более 3–4 лет произрастания.

Результаты определения химического состава и содержания некоторых биологически активных веществ в листьях исследуемых луков представлены в таблице. Как свидетельствуют данные этой таблицы, средние значения содержания веществ у исследованных видов колеблются в довольно широком диапазоне и, как правило, являются отражением видовых особенностей. В надземной зеленой части лука содержится 85–91% воды. В фазе потребительской спелости в листьях разных видов содержится 9–15% сухого вещества. Максимальное его количество до 14,8% отмечено в листьях *A. oleraceum, A. flavescens, A. globosum, A. lineare*, низкие (до 10%) *A. nutans, A. angulosum*, у остальных видов: *A. hymenorhizum, A. strictum, A. obliquum* – средние значения содержания сухого вещества составляют около 11%.

Химический состав листьев дикорастущих луков РБ в условиях интродукции

Вид	Сухое вещество, %	Сахар, %	Проте-ин, %	Сырой жир, %	Азот, %	Сырая зола, %	Каротин, мг/ кг	Аскорбиновая кислота, мг/ %
A. flavencens	12,41	12,0 1,49	17,44 2,19	5,4 0,67	2,79 0,35	7,79 0,97	27,3 2,39	272,25
A. oleraceum	14,81	13,5 2,0	15,25 2,25	5,2 0,77	2,44 0,36	7,52 1,11	32,6 4,83	116,82
A. globosum	11,65	11,2 1,3	18,63 2,13	5,6 0,65	2,98 0,34	9,66 1,13	25,6 2,98	74,52
A. hymenorhizum	10,75	10,0 1,08	19,00 2,06	5,7 0,61	3,04 0,33	5,19 0,56	31,1 3,34	86,52
A. obliquum	11,16	10,0 1,12	20,88 2,31	5,29 0,60	3,34 0,37	7,75 0,86	33,4 3,72	87,12
A. angulosum	10,11	20,6 2,08	18,31 1,88	6,09 0,62	2,93 0,30	6,70 0,67	28,5 2,88	77,50
A. nutans	8,83	24,1 2,12	21,25 1,88	6,39 0,56	3,40 0,30	7,05 0,62	17,2 1,52	92,40
A. lineare	12,19	18,1 2,21	19,75 2,44	5,82 0,71	3,16 0,39	5,94 0,72	17,2 2,10	75,62
A. strictum	10,90	12,9 1,41	23,63 2,56	4,88 0,53	3,78 0,41	9,15 0,99	16,9 1,84	105,73

Примечание: в числителе – содержание в воздушно-сухом веществе, в знаменателе – на естественную влажность.

Корневищные дикорастущие луки в условиях интродукции характеризуются высоким уровнем накопления биологически активных соединений, что делает их особенно ценными овощными растениями. Важнейшим из показателей практической ценности дикорастущих луков как пищевых и лекарственных растений

является содержание аскорбиновой кислоты. Листья дикорастущих луков идут на срез в первые весенние дни. Достаточно 5 г зеленых листьев, чтобы покрыть потребность человека в витамине С. В период весеннего отрастания надземной зеленой массы разных видов лука в среднем накапливается 70–90 мг/% аскорбиновой кислоты, 16,9–33,4 мг/кг каротина, 15,2–23,6% протеина (в расчете на абсолютно сухое вещество). Максимальное накопление витамина С у *A. flavenscens* достигает 272,2 мг/%, у *A. oleraceum* – 116,8 мг/%, у *A. strictum* – 105,7 мг/%, у *A. nutans* – 92,4 мг/%. Самое низкое накопление этого витамина отмечается у *A. globosum* – 74,5 мг%. В целом у всех исследованных видов корневищных луков Башкортостана средние значения накопления аскорбиновой кислоты не опускаются ниже 70 мг/%, что значительно выше, чем у многих широко используемых зеленых растений (салат, щавель, сельдерей и др.) и лука репчатого на перо.

По содержанию каротина сравнительно высоким накоплением отличается *A. obliquum* – 33,4 мг/кг, *A. oleraceum* – 32,6 мг/кг, *A. hymenorhizum* – 31,1 мг/кг. У остальных видов оно колеблется от 16,9 до 28,5 мг/кг на абсолютно сухой вес.

Корневищные луки накапливают большое количество сахара, протеина и несколько меньше жира и азота. Больше сахара содержит *A. nutans* – 24,1%, *A. angulosum* – 20,6%, *A. lineare* – 18,1%, у остальных луков содержание колеблется от 10,0 до 12,8% на абсолютно сухой вес.

По содержанию протеина, жира и азота межвидовые различия исследуемых видов невелики. Содержание протеина у исследуемых луков колеблется от 15,25 до 23,63%, жира – 4,88–6,39%, азота – 2,44–3,78% на абсолютно сухой вес.

Химический состав листьев луков представлен широким спектром ценных минеральных веществ, легко покрывающих суточную потребность в них человека. В листьях их больше, чем в луковицах (Черемушкина и др., 1992). Преобладает калий, его количество в воздушно-сухой навеске колеблется от 1,08 до 2,2% в зависимости от вида лука. Максимальное количество калия накапливают *A. strictum, A. oleracium, A. globosum* (2,15–2,20%). Из других макроэлементов луки содержат кальций (0,79–1,49%), серу (0,11–0,59%) фосфор (0,42–0,71%), магний (0,22–0,53%). Наибольшее количество кальция накапливают *A. obliquum, A. strictum*; серы – *A. strictum, A. globosum, A. nutans*; фосфора – *A. flavescens, A. nutans*; магния – *A. obliquum, A. oleraceum*.

Микроэлементы, содержащиеся в листьях исследуемых луков, количественно располагаются в следующем убывающем порядке: железо (84,8–580 мг/г); цинк (17,12–80,19 мг/кг); марганец (15,86–49,89 мг/кг); медь (376–25,54 мг/кг); кобальт (0,83–2,61мг/кг) в воздушно сухой массе. Наибольшее количество железа накапливается в листьях *A. flavescens, A. lineare, A. strictum*. По содержанию цинка лидируют *A. oleraceum, A. hymenorhizum, A. flavescens*, марганца – *A. obliquum, A. flavescens*, меди – *A. oleraceum, A. strictum, A. flavescens*, кобальта – *A. flavescens, A. oleraceum, A. obliquum*.

В пределах вида содержание химических веществ в листьях непостоянно. Оно зависит от места произрастания, фазы развития и возраста растений, технологии выращивания, числа срезок листьев, типа удобрений и других факторов (Азаревич, 1951; Шматок, 1958; Казакова, Луковникова, 1959; Казакова, 1970, 1978). Наряду с этими факторами, как показывает опыт интродукции, содержание химических веществ в листьях луков зависит также и от происхождения интродуцентов, условий, в которых шло их длительное формирование.

Для выявления динамики накопления аскорбиновой кислоты анализировали листья, собранные в разные фазы развития: отрастание, бутонизация, цветение и осеннее отрастание (после плодоношения). Изучение динамики накопления витамина С, проведенное в листьях исследуемых видов, выявило существенные колебания его содержания в течение вегетативного периода. Максимальное накопление витамина С у большинства видов луков отмечено в вегетативной фазе (весеннее отрастание), в фазу бутонизации и цветения ее содержание снижается, вновь увеличение этого витамина у некоторых видов отмечено после плодоношения в конце вегетации (*A. globosum, A. nutans, A. angulosum*).

Таким образом, высокое содержание витамина С и других биологически активных веществ, макро и микроэлементов в листьях интродуцированных луков Башкортостана свидетельствует о высокой питательной ценности этих видов и возможности их использования в пищу для коррекции дефицита витаминов и макроэлементов с ранней весны до поздней осени.

Литература

Азаревич Е.М. Содержание сухого вещества, витамина С и сахара в многоярусном алтайском луке // Докл. ВАСХНИЛ. 1951. Вып. 3. С. 19–22.

Делова Г.В. Содержание углеводородов и азотистых веществ в некоторых дикорастущих видах лука // Известия СО АН СССР. 1959. № 7. С. 122–125.

Делова Г.В. Характеристика фитонцидной активности дикорастущих сибирских луков // Фитонциды в народном хозяйстве. Киев, 1964. С. 118–122.

Ермаков А.И., Арасимович А.А., Смирнова-Иконникова М.И., Мурри И.К. Методы биохимического исследования растений. М.; Л.: Сельхозиздат, 1952. С. 308–315.

Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Гранкина В.П., Судобина В.П. Корневищные луки Северной Азии: биология, экология, интродукция. Новосибирск: Наука, 1992. 159 с.

Казакова А.А. Лук. Л.: Колос, 1970. 359 с.

Казакова А.А., Луковникова Г.А. Влияние условий выращивания на химический состав и хозяйственные признаки некоторых видов лука // Тр. по прикл. ботан., генет. и селек. 1959. Т. 32. Вып. 3. С. 116–132.

Казакова А.А., Мищик С.К. Накопление химических веществ в листьях многолетних видов лука в процессе роста и развития // Тр. по прикл. ботан., генет. и селек. 1974. Т. 51. Вып. 3. С. 77–88.

Шматок И.Д. О химическом составе дикого лука, выращиваемого в Мурманской области // Бюлл. ГБС. 1958. Вып. 31. С. 73–76.

ПРИМЕНЕНИЕ БИОГУМУСА В ПЛАНТАЦИОННОЙ КУЛЬТУРЕ *RHODIOLA ROSEA* L. В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Шарыгина Ю.М.

Йошкар-Ола, Ботанический сад Марийского государственного технического университета

Rhodiola rosea L. – ценное лекарственное растение, занесена в Красную книгу РФ, рекомендована к введению в культуру. Выращивание лекарственных растений для фармакологической промышленности исключает использование синтетических препаратов для повышения урожайности, борьбы с вредителями, болезнями и сорной растительностью. Это прописано в Europam GAP Working Copy no. 7.2. от 21.11.2005 в пункте 4 (http://www.eropam.net). Одним из возможных путей экологически чистого выращивания лекарственных растений в промышленных масштабах может стать применение биогумуса, который содержит доступные для растений элементы питания, витамины, полезную и бактерицидную микрофлору. Биогумус активизирует и регулирует рост и развитие растений, предоставляя им определенную защиту от вредителей и болезней. Литературные данные по использованию биогумуса при выращивании *R. rosea* нами не найдены.

Цель работы – определить целесообразность применения биогумуса и его оптимальные дозы при выращивании *R. rosea* в плантационной культуре.

Эксперимент проводился в течение 2 лет на опытно-производственной плантации Ботанического сада МарГТУ Республики Марий Эл. Объекты исследования – разновозрастное вегетативное потомство *R. rosea* трех происхожденй. 1. Алтай. Более точных сведений нет (далее Алтай 1). 2. Алтайский субальпийский экотип. Иогачское лесничество Горно-Алтайского опытного лесхоза Республики Алтай, в 40 км южнее Телецкого озера, 1900–2100 м над ур. м. (далее Алтай 2). 3. Восточные Саяны, долина р. Пезинская Хайдамжа, квартал 239 Канн-Оклерского лесничества Красноярского края, 1500 м над ур. м. (далее Саяны). Посадки провели на участке без предварительного внесения удобрений, почва свежая подзолистая тяжелосуглинистая, содержание гумуса – 2,1 мг/100 г почвы, калия – 5,8 мг/100 г, фосфора – 7,9 мг/100 г. Таким образом, почва тяжелая с низкой аэрацией, низким содержанием гумуса, калия, фосфора. В течение трех лет выращивания проводили только прополки.

На 4 году выращивания во II декаде июля провели однократную корневую подкормку локально: вокруг каждого растения делали бороздки, в них закладывали биогумус из расчета 100, 200, 300 г/м^2, бороздки замульчировали почвой, провели полив. На 5 году выращивания в середине июля провели повторную корневую подкормку биогумусом из расчета 100, 200, 300 г/м^2. Анализ проводили по 12 биометрическим показателям в ноябре 2005 (Шарыгина, 2006) и 2006 гг.: масса подземной части сырая, диаметр каудекса, длина подземной части, количество почек возобновления, количество черенков, масса черенков, масса товарная сырая и сухая, масса каудекса сырая и сухая, масса корней сырая и сухая с использованием методов описательной статистики, дисперсионного и графического анализа (Плохинский, 1970; Котов, Лебедева, 1977; Зайцев, 1984; Exel).

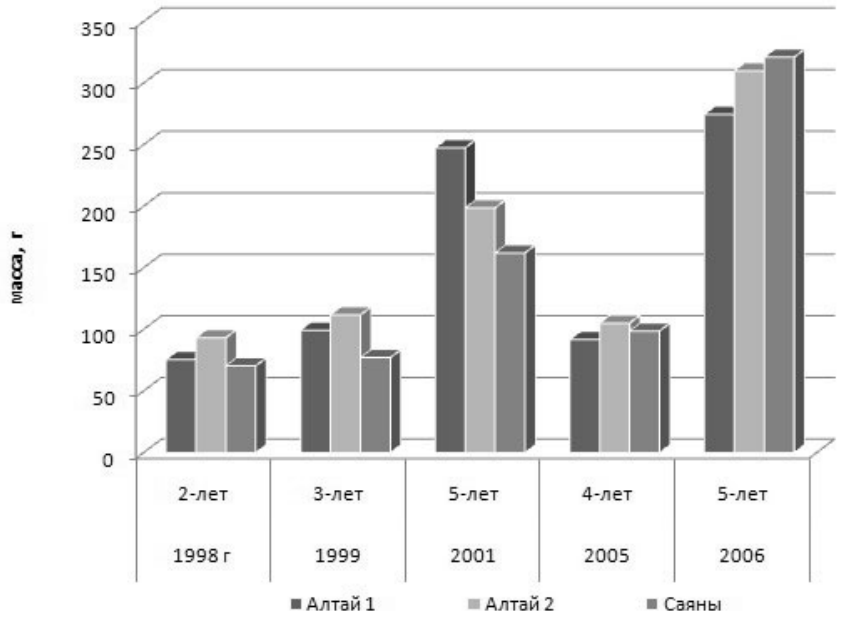
Одно- и двукратное внесение различных доз биогумуса показали различное влияние на показатели сырой массы подземной части растений *R. rosea* различного происхождения (табл. 1). На начальных этапах эксперимента (4-летние растения) обнаружено стимулирующее влияние биогумуса на морфометрические показатели подземной части *R. rosea* различного происхождения. Максимальный эффект наблюдался при внесении 200 г/м^2. 5-летние растения дали значительные приросты по всем морфометрическим показателям по всем дозам биогумуса по сравнению со всеми вариантами 4-летних растений, но максимальные значения пришлись на контроль. Положительное действие биогумуса на растения различного происхождения в порядке убывания следующее. Алтай 1: контроль $\rightarrow$ 100/100 г/м^2 $\rightarrow$ 200/200 г/м^2; Алтай 2: 300 г/м^2 $\rightarrow$ контроль $\rightarrow$ 200/200 г/м^2; Саяны: 300 г/м^2 $\rightarrow$ 200 г/м^2 $\rightarrow$ контроль. Во всех вариантах опыта наблюдается нормальное или большое варьирование сырой массы подземной части. Интересен факт снижения значений коэффициентов вариации в вариантах с повторным внесением биогумуса до уровня нижней нормы варьирования.

Таблица 1

Сырая масса подземной части 4 и 5-летних растений родиолы розовой, г

Вариант опыта	Происхождение и возраст растений					
	Алтай 1		Алтай 2		Саяны	
	4 года	5 лет	4 года	5 лет	4 года	5 лет
	% от контроля	% от контроля	% от контроля	% от контроля	% от контроля	% от контроля
контроль	91,7±13,64	274,6±19,70	105,1±13,05	309,9±42,25	98,7±7,10	321,0±26,10
	100	100	100	100	100	100
100 г	99,6±16,7	179,7±3,60	89,3±11,77	200,0±36,26	114,3±18,12	285,0±41,20
	108,6	65,4	85,0	64,5	115,8	88,8
100/100 г	–	257,7±23,00	–	206,8±20,51	–	289,2±26,60
	–	93,8	–	66,7	–	90,1
200 г	124,3±19,79	180,9±26,50	156,9±31,00	128,3±24,43	128,6±8,97	335,9±37,50
	135,6	65,9	149,3	41,4	130,3	104,6
200/200 г	–	225,2±18,60	–	297,0±43,37	–	234,4±22,70
	–	82,0	–	95,8	–	73,0
300 г	96,3±11,98	192,3±30,40	115,5±15,56	320,3±55,60	121,1±4,21	352,3±51,90
	105,0	70,0	109,9	103,4	122,7	109,8
300/300 г	–	227,0±17,50	–	223,4±48,56	–	238,1±20,00
	–	82,7	–	72,1	–	74,2
среднее групповое	103,2±7,59	221,2±9,61	120,6±9,56	247,4±17,10	115,5±7,20	296,2±12,8
	112,5	80,6	114,7	79,8	117,0	92,3

По диаметру, длине корневища и корней, количеству почек возобновления, количеству и массе взятых черенков, сырой и сухой массе сырья просматривается аналогичная сырой массе подземной части картина.



Масса подземной части 2-5-летних растений родиолы розовой различного происхождения

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что на изменчивость биометрических показателей 4-летних растений дозы биогумуса достоверно влияют на 5%-ном уровне значимости только на товарную массу (η=7,9%), а происхождение – на количество почек возобновления (η=26,5%). У 5-летних растений дозы биогумуса повлияли на количество почек возобновления, массу и количество черенков (η=10,7; 9,5; 13,0% соответственно), а происхождение (η, %) – на сырую массу подземной части 11,6; диаметр корневища 4,3; количество почек 13,1; массу черенков 10,7; сырую массу корней 18,4; сырую товарную массу 8,6; сухую массу корней 17,7; сухую товарную массу 5,8.

Сравнительный анализ полученных данных и данных за 2001 г. (Родиола розовая в Среднем Поволжье, 2002) выявил закономерность, важную для промышленного выращивания родиолы розовой на сырье (табл. 2).

Таблица 2

Масса подземной части родиолы розовой 2–5-летнего возраста

Год учета	Возраст, лет	Алтай 1	Алтай 2	Саяны
1998	2	75,4±4,0	93,2±4,4	70,4±2,6
1999	3	99,4±6,2	111,8±8,7	77,1±4,7
2001	5	247,4±12,6	198,7±10,0	162,1±7,8
2005	4	91,7±13.6	105,1±13,1	98,7±7,1
2006	5	274,6±19,7	309,9±42,3	321±26,1

При введении в плантационные культуры лекарственных растений на фармакологическое сырье одним из актуальных вопросов является оптимизация сроков выращивания. В условиях Республики Марий Эл в эксперименте показано, что за пятый год вегетации биомасса подземной части увеличивается в 2–3 раза (Алтай 2 – на 204,8%; Саяны – на 256,9%), повышение уровня агротехники с низкого до среднего может увеличить ее еще на 25–98% (см. табл. 2, рис.).

Выводы. 1. Внесение биогумуса в дозе 200 г/м^2 резко повышает биомассу подземной части родиолы розовой на участках с низким агрофоном.

2. С увеличением сроков выращивания родиолы розовой на сырье следует учитывать происхождение посадочного материала.

3. Для отселектированных маточных растений можно рекомендовать в последний год выращивания производить корневую подкормку биогумусом в дозе 300 г/м^2.

Литература

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Котов М.М., Лебедева Э.П. Применение биометрических методов в лесной селекции. Йошкар-Ола, 1977. 120 с.

Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970. 368 с.

Родиола розовая в Среднем Поволжье / М. Котов, Ю. Шарыгина, С. Лазарева, Л. Котова. СПб., 2002. 86 с.

Шарыгина Ю.М. Влияние биогумуса на накопление биомассы подземной части *Rhodiola rosea* // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции: Материалы междунар. науч. конф., посвященной 165-летию Сухумского ботанического сада и 110-летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА, Сухуми, 15–20 окт. 2006. Сухуми, 2006. С. 635–637.

http://www.eropam.net

СОДЕРЖАНИЕ МАСЛА В ОБРАЗЦАХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ОВСА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА И ЕГО КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Шеленга Т.В., Леонова С.В., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Карлосон А., Стим С.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Овес (*Avena* L.) – одна из самых перспективных и востребованных в настоящий момент сельскохозяйственных культур в нашей стране и за рубежом. Для зерна овса характерно высокое содержание масла по сравнению с другими зерновыми культурами. Овес является источником ненасыщенных жирных кислот, β-глюканов, пектинов, витамина Е, авенантрамидов и других веществ, обладающих антиоксидантной активностью, фенольных антиоксидантов, фитоэстрогенов. В состав масла овса входят так называемые незаменимые для человека жирные кислоты: линолевая, линоленовая и арахидоновая. Потребность иметь продукты, максимально обогащенные биологически активными веществами, положительно воздействующими на здоровье человека, обусловливает актуальность исследований биохимического состава зерна овса с целью поиска источников повышенного пищевого и кормового качества. Важными показателями его пищевой ценности являются содержание масла и его жирно-кислотный состав. Нами было изучено 30 образцов дикорастущих видов овса разной плоидности и 10 образцов культурного вида *A. sativa*. Были определены: содержание масла в образцах, его фракционный состав, жирно-кислотный состав масла овса и его фракций. Содержание масла исследовали двумя методами: при помощи ГЖХ и классическим методом (по массе сухого обезжиренного остатка). По результатам, полученным обоими методами, большим содержанием масла обладали образцы гексаплоидного дикорастущего овса. С использованием классического метода было выделено семь образцов, содержание масла у которых было выше 10%. С использованием ГЖХ было выделено три образца, у которых содержание масла было выше 9%. Образец к-755 выделился как высокомасличный при использовании обоих методов. Разницу в результатах можно объяснить тем, что методом ГЖХ определяется «чистое» масло, тогда как классическим методом определяется сумма всех сопутствующих жирорастворимых компонентов (воска, сте-

рины, стеролы, каротиноиды, витамины Е, К и другие жирорастворимые вещества). Поэтому показатели, полученные последним способом, выше. В последнее время за рубежом все чаще для определения масличности используется метод ГЖХ, тогда как в нашей стране исследователи предпочитают классический метод, как более доступный метод анализа для изучения большого количества образцов. Для сравнения полученных данных по содержанию масла с данными других исследователей и для выделения исходного материала для селекции на повышение масличности овса необходимо применять оба метода (ГЖХ и метод Сокслета). Следует отметить, что данные по содержанию масла, полученные нами классическим методом, а также с помощью ГЖХ несколько отличались от таковых других авторов, использовавших те же методики (Лоскутов, Чмелева, 1997; Zhou, Robards, 1999; Banas, Dahlqvist, 2000;). С помощью тонкослойной хроматографии в масле овса было выделено девять фракций, среди которых преобладали ПЛ и ТАГ: их суммарное содержание составило 93,6%, что согласуется с данными Zhou M. X. (Zhou, Holmest et al.,1998; Zhou, Robards, 1999). Одним из факторов, влияющих на вкус и качество зерна при хранении, является содержание свободных жирных кислот в масле овса, поэтому особый интерес представляют дикорастущие гексаплоидные образцы наименьшей долей этой фракции. Содержание этой фракции по нашим данным было несколько ниже, чем у Zhou M. X. (Zhou, Robards, 1999). Каждая фракция имела характерные для нее особенности жирно-кислотного состава. Наибольшее содержание δ-15 гидроксиоктадекадиеновой кислоты было отмечено у фракции ПЛ (9,5%), пальмитиновой – у фракции С.Ж.К.-2 (27,7%), олеиновой – у ТАГ (44,1%), линолевой – у Ст (44,4%) и линоленовой – у С.Ж.К.-1 (1,9%). Фракциями, наиболее богатыми витамином F, оказались ПЛ и Ст (45,5 и 45,9% соответственно). В жирно-кислотном составе масла овса стеариновая, олеиновая и линолевая кислоты составили в среднем 93,1%, что не противоречит ранее полученным данным (Zhou, Robards, 1999). Содержание насыщенных жирных кислот у дикорастущих тетраплоидных и гексаплоидных образцов было наиболее высоким, поэтому они могут выдерживать длительное хранение. Содержащими большее количество витамина F были образцы культурного вида. Они также выгодно отличались от образцов дикорастущих видов овса по соотношению содержания ненасыщенных жирных кислот к насыщенным, что является важным показателем качества масла овса и пищевой ценности его зерна. Особый интерес имеют показатели содержания линолевой и линоленовой кислот как представителей ряда омега-3 жирных кислот. У отдельных образцов содержание линолевой кислоты достигало 38,8% (к-473, *A. sterilis*), линоленовой кислоты – 3,4% (к-3, *A. hirtula*). Содержание линоленовой кислоты по нашим данным было выше, чем у Welch R.W. и др. (Welch, Legget, 1997). Проведенные нами исследования позволили выделить гексаплоидные виды среди дикорастущих видов овса по ряду важных показателей (масличность, низкое содержание ненасыщенных жирных кислот и фракции С.Ж.К.). В свою очередь образцы культурного вида имели большую пищевую ценность по сравнению с дикорастущими. Таким образом, среди образцов мировой коллекции ВИР можно выделить различные источники повышенного качества зерна овса: высокая масличность, оптимальное соотношение ненасыщенных жирных кислот к насыщенным, повышенное содержание биологически активных веществ и др.

Литература

Лоскутов И.Г., Чмелева З.В. Агрономическая и биохимическая характеристика дикорастущих образцов овса // Сб. научн. тр. по прикл. Бот., ген. и сел. Л., 1997. Т. 151. С. 98–106.

Banas A., Dahlqvist A. et al. Accumulation of storage products in oat during kernel development // Biochemical Society transactions. 2000. V. 28, part 6. P. 705–707.

Welch R.W., Leggett J.M. Nitrogen content, oil content and oil composition of oat cultivars (*A. sativa*) and wild *Avena* species in relation to nitrogen fertility, yield and partitioning of assimilates // Cereal science. 1997. V. 26. P. 105–120.

Zhou M.X., Holmest M.G. et al. Fatty acid composition of lipids of Australian oats // Cereal science. 1998. V. 28, P. 311–319.

Zhou M., Robards K. et al. Oat lipids // JAOCS. 1999. V. 76. N 2. P. 159–169.

С Е К Ц И Я

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

ОБНАЖЕНИЯ МЕЛА – ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ НИЖНЕГО ДОНА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Абрамова Т.И.

Ростов-на-Дону, Южный Федеральный университет

Растительный мир Ростовской области богат и разнообразен. По подсчетам ботаников, здесь обитает более двух тысяч видов высших растений. Большая часть территории Ростовской области расположена в пределах степной зоны. В прошлом, до распашки, обширные равнинные пространства здесь были покрыты вариантами различных по составу типов целинных степей. От этой былой растительности, в составе и облике которой наиболее полно отражался комплекс естественноисторических условий территории области в целом и отдельных природных районов, к настоящему времени почти ничего не сохранилось (Абрамова, 1982).

В ряде районов Ростовской области большие площади заняты не пригодными к распашке землями, которые используются как естественные кормовые угодья. К таким землям относятся различные каменистые обнажения, довольно часто встречающиеся по крутым берегам рек, а также по балкам и оврагам, удаленным от берега реки иногда на несколько километров. Наибольшее распространение имеют отложения третичной системы: известняки, кварциты, песчаники, мергели и мелы. Особенно велика площадь распространения меловых обнажений, то есть выходов мела, почти лишенных темно-окрашенного почвенного слоя.

Коренные слои мела имеют своеобразную форму обнаженных «лбов», между которыми выделяются молодые формы рельефа: ложбины стока, промоины, овраги. У подножия склонов встречаются наносы (шлейфы), а в устьях оврагов из материалов наноса образуются конуса овражных выносов. Молодые обнажения мела часто бывают исчерчены продольными «струйками» размыва и скотопрогонными тропами.

С обнажениями мела связана чрезвычайно интересная флора и растительность, своеобразие и оригинальность которой обусловлены прежде всего особенностями меловых почв, а также географическим положением и историческим прошлым всей местности, где они расположены. Меловые холмы отличаются большим содержанием кальция, щебнистостью и твердостью, обилием отраженного света и особенно тепловым режимом почв. Задернованные участки имеют более теплые почвы, а обнаженные – более холодные, чем почвы прилегающей к ним зональной степи. В целом почвогрунты на мелу отличаются пониженной температурой и повышенной засушливостью.

Но в результате сильного поверхностного нагрева и постоянного иссушающего действия ветра растения, обитающие на мелах, приспособлены к суровому режиму водоснабжения. Это в сочетании с другими факторами среды (подвижностью щебенки, рухляка и замедленностью процессов почвообразования) составляет комплекс условий, необычных для равнинных степей. Поэтому меловые обнажения по своей флоре и растительности резко отличаются от растительного покрова черноземных степей, напоминая горные, а иногда и пустынные ландшафты.

Состав растительности подобных обнажений характеризуется большим содержанием эндемичных, реликтовых и редких видов, внесенных в Красную книгу растений. Из 34 облигатных и факультативных меловиков, произрастающих на обнажениях мела в Ростовской области, 23 вида являются эндемами. Больше всего (13 видов) донецко-донских эндемов: дрок донской, оносма донская, полынь беловойлочная, хеноринум Клокова, смолевка Гельмана, льнянка меловая, копеечник меловой, норичник меловой, тонконог Талиева, овсяница меловая, желтушник украинский, ясменник меловой и лен украинский.

6 видов (лен жестковолосистый, рогачка меловая, бурачек голоножковый, чабрец известняковый, дрок скифский и копеечник крупноцветковый) являются причерноморскими эндемами на восточной границе ареала. Волжско-донским эндемом является двурядник меловой. Иссоп меловой и смолевка меловая являются доно-донецко-волжскими эндемами. Эндемиком бассейна Волги, Дона и Урала является клоповник Мейера (сарматский меловой вид).

Среди эндемичных видов имеются древние меловые растения (реликты третичного возраста) и молодая группа меловых растений (представителей «иссоповой флоры» Средиземноморья). К древней группе относятся такие облигатные меловики, как полынь беловойлочная, льнянка меловая, копеечник меловой, клоповник Мейера, норичник меловой, смолевка меловая и левкой душистый, уходящие корнями к древне-средиземноморским центрам развития флоры. Остальные виды облигатных и факультативных меловиков являются прогрессивными эндемичными видами, обнаруживающими связи со странами, которые примыкают к современному бассейну Средиземного моря.

Обилие эндемичных растений позволяет считать бассейн Дона (южная часть Среднерусской возвышенности) одним из центров формирования меловой растительности. В подтверждение самостоятельности южнорусского мелового центра важно отметить, что Донбасс и юг Среднерусской возвышенности имеют значительное число меловиков, отсутствующих на берегах Волги (полынь беловойлочная, ясменник меловой, рогачка меловая, желтушник украинский, тонконог Талиева и др.). Эти растения, очевидно, произошли в южно-русском меловом центре. Поэтому меловые обнажения Ростовской области с полным правом могут быть

признаны самостоятельным, отличным от Поволжья, меловым центром, хотя он связан на востоке через Калачскую возвышенность, низовья Хопра и берегами Среднего Дона с мелами Поволжья (Абрамова, 1969).

15 видов меловиков включены в Красную книгу РФ: копеечники меловой и крупноцветковый, норичник меловой, смолевки меловая и Гельмана, полыни беловойлочная и солянковидная, иссоп меловой, дрок донской, левкой душистый, клоповник Мейера и др.

Виды, произрастающие на обнажениях мела, являются уязвимой группой растений, поскольку при разработке мела они полностью лишаются субстрата для своего существования и исчезают. Кроме того, большинство из них малоконкурентноспособно и относится к растениям пионерных группировок (иссоп меловой, норичник меловой, бедренец камнелюбивый и др.).

Виды меловой флоры, как отмечалось уже выше, существуют в крайне своеобразных условиях, и многие стороны их строения, а также распространение, как следствие этих условий, практически могут быть важны для решения ряда вопросов, связанных с развитием народного хозяйства. Прежде всего для дальнейшего расширения агролесомелиоративных мероприятий по борьбе с эрозией, которая сильно развита на территории некоторых районов Ростовской области. На меловых склонах произрастает копеечник меловой – важнейший мелиоратор таких склонов, обладающий мощной корнеотпрысковой системой, способный сравнительно быстро заселять территорию чистых мелов, связывая их с поверхности многочисленными корневыми отпрысками. Вместе с другим меловым эндемом – овсяницей меловой – он представляет, по-видимому, основной состав растений – мелиораторов меловых бросовых земель Ростовской области и соседних областей.

Некоторые эндемичные виды меловой флоры – иссоп меловой и норичник меловой – довольно широко распространены на обнажениях мела Ростовской области. Они способствуют быстрому зарастанию обнажений мела, образующихся в результате эрозии и хозяйственной деятельности человека. Другие же виды: полынь беловойлочная, льнянка меловая и смолевка меловая, ранее встречающиеся в больших количествах, значительно сократили площадь своего распространения.

Сокращение площади обитания эндемичных видов на обнажениях мела заставляет задуматься о судьбе этих редких и исчезающих видов, среди которых встречаются ценные для науки, проливающие свет на происхождение растительности мелов, и для практики как перспективные в борьбе с эрозией склонов.

Среди природных объектов, объявленных памятниками природы с режимом заказников, указаны лишь два участка меловых обнажений – по рекам Полной и Глубокой.

По реке Полной обнажения мела тянутся сплошной лентой от устья реки и достигают значительных размеров у слободы Волошино, куда подходят обнажения мела по реке Камышной. На этих обнажениях произрастает свыше 100 видов, среди которых почти половина (42 вида) относится к растениям каменистых обнажений. 24 вида являются облигатными и факультативными меловиками. Только по реке Камышной в этом районе на старых обнажениях коренного мела («взлобьях») встречается реликтовый вид – полынь беловойлочная, полукустарник, образующий серебристо-серые стелющиеся подушки.

По реке Глубокой обнажения мела беднее меловыми растениями, но представляют значительный интерес как самые южные обнажения мела на территории области.

Названные выше обнажения мела действительно ценны как памятники природы на территории Ростовской области, но список их далеко не полон. В нем нет очень интересных обнажений по правому берегу Дона в Верхнедонском районе, между станицами Казанской и Мигулинской. Этот район характеризуется наибольшим разнообразием флоры мелов, где сосредоточено большое количество эндемичных и редких видов. Нет в списке памятников природы и участка обнажений мела по реке Тихой у ее впадения в Дон ниже станицы Мигулинской. Хорошо выраженные обнажения мела тянутся по левому берегу реки Тихой, между хуторами Меловатым и Бирюковым (Абрамова, 1982а).

Вопрос об организации на Дону мелового заповедника обсуждается давно, и эти экосистемы сохраняются пока только с помощью двух памятников природы. Сообщества страдают от антропогенного воздействия: на склонах имеются скотопрогонные тропы, и хотя скот не поедает типичные облигатные меловики, но он разрушает дернину, что способствует эрозии склонов.

Названные обнажения мела по рекам Дону и Тихой необходимо объявить памятниками природы. Это позволит взять под охрану редкие, эндемичные и реликтовые виды меловых растений для того, чтобы обеспечить их сохранность и возможность дальнейшего расселения.

Литература

Абрамова Т.И. Из истории охраны типичных природных ландшафтов на Дону // Памятники донской природы: местонахождение, характеристика и режим охраны. Ростов н/Д: Ростовское книжное изд-во, 1982. С. 17–24.

Абрамова Т.И., Голицын С.В., Григорьевская А.Я. К вопросу о размещении меловой растительности в Ростовской области // Вопросы ландшафтной географии. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1969. С. 42–47.

Абрамова Т.И. Меловые обнажения как памятники природы // Памятники донской природы: местонахождение, характеристика и режим охраны. Ростов н/Д: Ростовское книжное изд-во, 1982а. С. 83–89.

СТЕПНАЯ ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БАССЕЙНА РЕКИ ПАРЦА

Агеева А.М., Силаева Т.Б.

Саранск, ГОУВПО «Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева»

Бассейн реки Мокши, являющейся правым притоком Оки, находится в юго-западной периферии бассейна Волги. Почти треть площади бассейна Мокши в пределах Республики Мордовия занимает бассейн Вада, а его половину составляет бассейн Парцы. Длина реки 117 км, площадь бассейна 2700 км^2. Парца берет начало у с. Абашево на северо-западе Пензенской области и протекает преимущественно по водно-ледниковой равнине в западной Мордовии. Верховья Парцы связаны с северной частью Керенско-Чембарской возвышенности. Почвы здесь в основном представлены оподзоленными и выщелоченными черноземами, местность степная. Однако естественная растительность сохранилась небольшими островками, в основном по склонам оврагов, балок, на неудобных для машинной обработки местах (Ямашкин, 1998; Пензенская.., 2001).

Злаковую основу степных сообществ образуют дерновинные виды, такие как: *Stipa pennata* L., *S. tirsa* Stev. и реже *S. capillata* L., весьма обычны *Festuca valesiaca* Gaud., *Koeleria cristata* (L.) Pers. Здесь же встречаются рыхлокустовые злаки *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa angustifolia* L., *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilger, а среди корневищных злаков наиболее обычны: *Agrostis capillaris* L., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elytrigia intermedia* (Host.) Nevski и многие другие. Достаточно обильны виды разнотравья, среди которых – обитатели остепненных лугов, лиственных и смешанных лесов. К ним можно отнести следующие виды: *Iris aphylla* L., *Adonis vernalis* L., *Trifolium alpestre* L., *T. montanum* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Thymus marschallianus* Willd., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger и др. (Силаева, 2001; Солянов, 2001).

На основе полевых исследований, проведенных в 2005–2007 гг., а также сведений, имеющихся в литературе и гербарных хранилищах (GMU, MW, PKM), в бассейне р. Парца зарегистрировано 620 видов сосудистых растений из 327 родов и 80 семейств. 65 видов флоры (10,5%) отнесены к адвентивной фракции, что значительно ниже, чем по Республике Мордовия в целом (Бармин, 2000). К степному элементу отнесено 128 видов (20,6%) изученной флоры.

Примечательно, что в ходе исследований удалось выявить хорошо сохранившиеся участки с фрагментами степных сообществ. Ниже приводим их краткие описания.

1. Окрестности с. Абашево: сухой остепненный склон южной экспозиции у истока р. Парца, с доминированием на участке в период цветения *Verbascum phoeiceum* L., дающего вместе с *Salvia pratenis* L. аспект. Здесь же произрастают *Arenaria micradenia* P. Smirn., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Dianthus borbasii* Vand., *Thymus marschallianus* Willd., *Campanula sibirica* L., *Scorzonera purpurea* L. и др.

2. Остепненые склоны долины р. Парца в 1,5–2 км западнее с. Свищево. Для этой территории И.И. Спрыгин в начале 20 в. указывал *Stipa cappillata* L., *Allium flavescens* Bess., *Oxytropis pillosa* (L.) DC., *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (Спрыгин, 1915). Нам удалось подтвердить эти данные. Кроме того, на изученном склоне мы зарегистрировали следующие виды: *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Dianthus borbasii* Vand., *Thymus marschallianus* Willd., *Verbascum phoeiceum* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Campanula rotundifolia* L., *C. sibirica* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Scorzonera hispanica* L., *S. purpurea* L. и др. При этом *Stipa cappillata* L., *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. – нигде более по долине Парцы не встречены.

3. Склон долины р. Парцы в 1,5 км от с. Якстерь Теште со *Stipa pennata* L., *Adonis vernalis* L., *Trifolium alpestre* L., *Salvia stepposa* Schost., *S. pratensis* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Verbascum phoeiceum* L., *Scorzonera purpurea* L., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger и др.

4. Склон вдоль безымянного притока р. Тож в 2,5 км южнее д. Шимаревка. В верхней трети облесенного оврага произрастают *Convallaria majalis* L., *Iris aphylla* L., *Adonis vernalis* L., *Arenaria micradenia* P. Smirn., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Potentilla alba* L., *P. heptaphylla* L., *Trifolium alpestre* L., *Geranium sanguineum* L., *Euphorbia subtilis* Prokh., *Pulmonaria angustifolia* L., *Salvia pratensis* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Campanula sibirica* L., *Artemisia latipholia* Ledeb., *Serratula tinctoria* L., *Scorzonera purpurea* L. и др.

5. Склон безымянного притока р. Парцы, в 1,5 км северо-западнее д. Кажлодка. Здесь нами собраны: *Stipa pennata* L., *S. tirsa* Stev., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Carex supina* Wahlenb., *Allium flavescens* Bess., *Iris aphylla* L., *Adonis vernalis* L., *Arenaria micradenia* P. Smirn., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Dianthus borbasii* Vand., *Amygdalus nana* L., *Potentilla alba* L., *P. heptaphylla* L., *Trifolium alpestre* L., *Geranium sanguineum* L., *Euphorbia subtilis* Prokh., *Pulmonaria angustifolia* L., *Salvia pratensis* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Gentiana cruciata* L., *Nepeta pannonica* L., *Stachys recta* L., *Campanula sibirica* L., *Inula hirta* L., *Serratula tinctoria* L., *Scorzonera purpurea* L., *Artemisia latifolia* Ledeb. и др. Особую ценность этому урочищу придают *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Amygdalus nana* L., которые не встречены нигде более в долине Парцы и западной части Мордовии; *Allium flavescens* Bess., *Artemisia latifolia* Ledeb. – для этих видов на западе Мордовии до сих пор было известно лишь по одному местонахождению.

6. Степной склон долины р. Парцы в 1 км западнее с. Никольское – богатейший во флористическом отношении участок. Здесь отмечены: *Stipa pennata* L., *Carex supina* Wahlenb., *Iris aphylla* L., *Adonis vernalis* L.,

Arenaria micradenia P. Smirn., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Dianthus borbasii* Vand., *Potentilla alba* L., *P. heptaphylla* L., *Prunus spinosa* L., *Trifolium alpestre* L., *Geranium sanguineum* L., *Euphorbia subtilis* Prokh., *Pulmonaria angustifolia* L., *Salvia pratensis* L., *Nepeta pannonica* L., *Stachys recta* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Pedicularis kaufmannii* Pinzger, *Campanula sibirica* L., *Serratula tinctoria* L., *Scorzonera purpurea* L., *Inula hirta* L. и др. Наибольший ботанико-географический интерес представляют местонахождения *Carex supina* Walenb., *Veronica spuria* L., *Galatella linosyris* (L.) Less. Перечисленные южные виды обычны в черноземной полосе на степных склонах и опушках, в зарослях кустарников, в том числе на выходах карбонатов, причем, *Galatella linosyris* (L.) Less. нигде более в бассейне Мокши не отмечена. Не удается подтвердить произрастание в данном урочище Linum flawum L. (22.06.1933, М. Вознесенская – PKM).

7. Степной склон долины р. Парцы в окрестностях д. Самбур. Здесь нами отмечены *Stipa pennata* L., *Arenaria micradenia* P. Smirn., *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh., *Dianthus borbasii* Vand., *Trifolium alpestre* L., *Geranium sanguineum* L., *Salvia pratensis* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Campanula sibirica* L., *Scorzonera purpurea* L., *Inula hirta* L., *Helychrisum arenarium* (L.) Moench.

Таким образом, в бассейне реки Парцы сохраняются степные сообщества и многие редкие виды, в том числе занесенные в Красную книгу Республики Мордовия (2003): *Stipa pennata* L., *S. tirsa* Stev., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Allium flavescens* Bess., *Iris aphylla* L., *Adonis vernalis* L., *Amygdalus nana* L., *Salvia pratensis* L., *Verbascum phoeniceum* L., *Veronica spuria* L., *Galatella lynosyris* (L.) Reichenb. fil., *Helychrisum arenarium* (L.) Moench, *Artemisia latifolia* Ledeb.; Пензенской области: *Gentiana cruciata* L., *Potentilla alba* L., *Aster bessarabicum* Bernh. ex Keichenb, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Scorzonera hispanica* L. (Красная книга Пензенской.., 2002). Всего в бассейне Парцы зарегистрирован 21 вид редких и исчезающих растений. Два вида, *Stipa pennata* L. и *Iris aphylla* L., можно рассматривать как объекты государственной охраны, так как они включены в Красную книгу РСФСР (1988). Несомненно, что большая часть выявленных степных участков подлежит охране в статусе ботанических памятников природы. Основная их часть связана с долиной р. Парцы.

Гербарий, документирующий местонахождения редких видов, хранится в Гербарии Мордовского государственного университета имени Н.П. Огарева (GMU, г. Саранск).

Литература

Бармин Н.А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Дисс. …канд. биол. наук. М., 2000. 302 с.

Красная книга Пензенской области. Т. 1: Растения и грибы. Пенза, 2002. 160 с.

Красная книга Республики Мордовия. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / Сост. Т.Б. Силаева. Саранск, 2003. 288 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 591 с.

Пензенская энциклопедия / Гл. ред. Вишневский К.Д. Пенза; М., 2001. 759 с.

Силаева Т.Б. Редкий степной участок в бассейне р. Мокши в Республике Мордовия // Изучение природы бассейна реки Оки. Тез. докл. межрег. науч.-практ. конф. Калуга, 2001. С. 62–63.

Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза, 2001. 310 с.

Спрыгин И.И. О некоторых редких растениях Пензенской губернии (Второе сообщ.) // Тр. Пенз. о-ва любит. естествозн. 1915. Вып. 2. 10 с.

Ямашкин А.А. Физико-географические условия и ландшафты Мордовии. Саранск, 1998. 156 с.

МОБИЛИЗАЦИЯ ДИКОРАСТУЩИХ РОДИЧЕЙ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ РОССИЙСКОГО КАВКАЗА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ИХ СОХРАНЕНИЯ

Багмет Л.В., Смекалова Т.Н.

Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова

Кавказ является одим из центров мирового разнообразия и происхождения культурных растений. В климатическом отношении Кавказ находится на стыке субтропического и умеренного поясов, граница между которыми проходит по Главному Кавказскому хребту. Среднегодовая температура на Кавказе на 3°–5° ниже, чем в других регионах, расположенных на тех же широтах. Другая особенность Кавказа – это значительное разнообразие ландшафтов, по которому регион занимает одно из первых мест в мире. Здесь есть влажные и засушливые места, субтропики и ледники, равнины и высокогорья. На территории всего лишь в 0,5% суши представлено до 40% типов ландшафтов Земного шара (Зернов, 2006; http://www.wwf.ru/caucasus/). На Кавказе произрастает более 5000 видов высших растений, что составляет около 40% всех сосудистых растений бывшего СССР. Кавказ – это один из мощных центров эндемизма, здесь встречается около 1600 эндемичных видов растений. Список дикорастущих родичей для территории России (ДРКР) на сегодняшний день насчитывает более полутора тысячи видов, из них 770 видов произрастает на территории Российского Кавказа (Каталог…, 2005).

В настоящее время в связи с изменением геополитических условий особенно остро встал вопрос об изучении ДРКР Российского Кавказа. В отделе агроботаники ВНИИР им. Н.И. Вавилова проводится работа по инвентаризации и мобилизации ДРКР с целью их дальнейшего сохранения и использования в селекционных целях. Теоретической базой для проведения научных исследований служат: разработанный Н.И. Вавиловым метод дифференциальной систематики и географии; открытый им же закон гомологических рядов в наследственной изменчивости; теория о центрах происхождения культурных растений, открытая Н.И. Вавиловым и дополненная его соратниками и последователями; другие фундаментальные труды отечественных и зарубежных исследователей.

В рамках выполнения работы в 2006–2007 годах институтом были осуществлены экспедиции по Краснодарскому краю, Адыгее и горным районам Ставропольского края, Кабардино-Балкарии и Карачаево-Черкесии. Удалось посетить такие кавказские места как Лагонакское нагорье в Адыгее и Баксанское ущелье в Кабардино-Балкарии. Растительный покров Лагонакского нагорья отличается большим разнообразием и самобытностью. Здесь представлены пояса растительности от горно-лесного до субнивального. Нахождение нагорья на границе двух климатических зон – умеренной и субтропической, а также близость Колхидских ворот – понижения в Главном Кавказском хребте, через которое поступают массы теплого воздуха со стороны Черного моря, создают климатические условия, способствующие формированию различных растительных сообществ. Для растительности нагорья характерны высокий эндемизм флоры и сильное влияние колхидских элементов. Баксанское ущелье – знаменитое высокогорное ущелье Центрального Кавказа, ведущее к подножию горы Эльбрус. В результате работы экспедиционных отрядов здесь были найдены и собраны в коллекцию интересные формы *Lathyrus pratensis* L. и *Vicia villosa* L. (2308 м н.у.м), видов рода *Onobrychis* (2034 м н.у.м.), отличающиеся крупными размерами цветков и бобов; а также виды семейства *Grossulariceae*: *Ribes orientale* L. и *Grossularia reclinata* L., найденные в горах Баксанского ущелья на высоте 1463 м н.у.м.

Особо следует отметить находку локальной популяции *Medicago glutinosa* Bieb. (Карачаево-Черкесия, близ г. Архыз, 1190 м н.у.м.), которая по комплексу морфологических признаков соответствует описанному Е.Н. Синской в 1948 году подвиду *Medicago glutinosa* subsp. *praefalcata* Sinsk. По предварительным данным, указанное местообитание не указывалось в местах географического распространения подвида.

Среди интересных образцов можно также отметить дикие виды рода *Solanum* L. а также крупноплодные, обладающие хорошими вкусовыми качествами образцы *Prunus spinosa* L. и *Hippophoe rhamnoides* L.

Во время экспедиционных обследований осуществлялся сбор дикорастущих родичей культурных растений и фиксировалось местонахождение популяций ДРКР в естественных условиях. В результате проведенных обследований территории всего собрано 416 образцов семян (в т.ч. 38 образцов декоративных культур, 22 образца зернобобовых культур, 100 образцов кормовых культур, 66 образцов лекарственных культур, 79 образцов овощных культур, 108 образца плодовых культур, 3 образца технических культур) и 172 гербарных образца.

Планируется продолжить планомерное экспедиционное обследование территории Российского Кавказа. Необходимо провести сбор всех произрастающих здесь видов дикорастущей ржи, особенно – редко встречающихся *Secale kuprijanovii* Grossh., *S. montanum* Guss., *S. sylvestre* Host., *S. vavilovii* Grossh., ячменя (*Hordeum bulbosum* L., *H. spontaneum* C. Koch.), эгилопса (*Aegilops biuncialis* Vis., *A. ovata* L., *A. strangulate* (Eig.) Tzvel., *A. triuncialis* L.) и других видов ДРКР. Следует также повторить сборы дикорастущих эндемичных пшениц различной плоидности, обладающих повышенной устойчивостью к болезням и вредителям, засухоустойчивостью, высоким качеством зерна и пластичностью – *Triticum boeoticum* Boiss., *T. carthlicum* Nevski., *T. monococcum* L., *T. turanicum* Jacubz. Нужно также продолжить сборы дикорастущих видов гороха – *Pisum elatius* Bieb. и чечевицы – *Lens orientalis* (Boiss.) Schmalh., всего разнообразия вики – *Vicia alpastris* Steven., *V. balansae* Boiss., *V. crocea* (Desf.) Fritsch., *V. ervilia* (L.) Willd., *V. nissoliana* L., *V. pannonica* Crantz., *V. pisiformis* L. и др.; чины – *Lathyrus aphaca* L., *L. cicera* L., *L. hyrsutus* L., *L. incurvus* (Roth) Willd. *L. palustris* L., *L. pannonicus* (Jacquin) Garcke. Регион славится обилием видов кормовых трав. Заслуживают пристального внимания исследователей дикорастущие формы овощных растений – свеклы, шпината, щавеля, редьки; технических культур – горчицы, рыжика, хмеля. Особый интерес представляют кавказские виды плодовых, ягодных и орехоплодных растений. Это лишь некоторые примеры из чрезвычайно огромного списка дикорастущих родичей культурных растений этого региона. Многие их них являются редкими и эндемичными, многие нуждаются в уточнении своего географического распространения на этой территории.

В задачу экспедиционных обследований данной территории входит не только сбор образцов семян и гербария для пополнения коллекций ВИР, но и сбор различных данных (географических, экологических, фитоценотических и других) для разработки отечественной стратегии и реализация конкретных мероприятий по сохранению генресурсов растений in situ, проводимой во ВНИИР им. Н.И. Вавилова, для проведения дальнейших комплексных (биохимических, генетических, молекулярно-биологических и других) исследований генетических ресурсов растений. В частности, в рамках реализации проекта «Создание электронного атласа

ареалов культурных растений, их диких родичей, сорных растений, вредителей и болезней», поддержанного фондом МНТЦ, по материалам гербарной (WIR) и семенной (VIR) коллекций генбанка ВИР и по литературным данным были построены и проанализированы карты ареалов видов, произрастающих в том числе и на территории Кавказа, в том числе, впервые, – карты ареалов внутривидовых таксонов политипных видов различных родов. Результаты географического анализа показали, что максимальное число видов рода *Aegilops* сосредоточено в Закавказье. Здесь же произрастает максимальное число внутривидовых таксонов политипных видов этого рода. Это достоверно свидетельствует о том, что в Закавказье находится центр их формообразования. Анализ распространения внутривидовых таксонов, для которых характерен определённый комплекс хозяйственно-ценных признаков, позволяет также целенаправленно вести отбор исходного материала для решения конкретных селекционных задач.

Литература

Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 664 с.

Каталог мировой коллекции ВИР. Дикие родичи культурных растений России. 2005. Сост. Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Вып. 766. СПб. 54 с.

ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ЯКУТСКА

Белолюбская С.Б., Данилова Н.С.

Якутск, Якутский госуниверситет им. М.К. Аммосова

Около четырех столетий назад в долине средней Лены, в зоне вечной мерзлоты был основан г. Якутск. В течение веков масштабная хозяйственная деятельность в долине привела к глубоким деструктивным процессам в растительных сообществах – резкому снижению лесистости долины, повсеместному развитию процессов пастбищной дигрессии, увеличению площади лесостепей, залежных и опустыненных земель. Негативное влияние антропогенной деятельности проявляется и на ценопопуляционном уровне.

По данным Красной книги в окрестностях г. Якутска произрастает свыше 30 редких и исчезающих видов. Некоторые известны по единичным или немногочисленным давним сборам начала XX века, наличие их во флоре района требует уточнения. Под воздействием человека здесь резко сокращается численность популяций многих видов, некоторые из них находятся под угрозой исчезновения. Нами предпринята попытка проследить состояние ценопопуляций некоторых редких видов и наметить пути восстановления их численности.

Мероприятиям по реинтродукции видов предшествует изучение состояния их природных ценопопуляций, изучение интродукционных возможностей вида, способность их к вегетативному и семенному размножению, выявление оптимального возрастного состояния растений для пересадки в природные ценозы..

Одним из таких видов является – *Iris laevigata* Fisch. et Mey. – касатик сглаженный. В Якутии встречается в долине р. Лена до устья р. Алдан, в долине р. Вилюй, в бассейне р. Алдан. Растет на болотах, берегах стариц, озер. Декоративный.

Iris laevigata испытывается в интродукции с 1967 г., источником интродукции служила ценопопуляция, произраставшая на 25-м км Покровского тракта. Позже были привлечены в коллекцию образцы из других районов Якутии, значительно удаленных от г. Якутска. Феноритмотип весенне-летнезеленый. Ежегодно цветет, в особо неблагоприятно сухие годы семена не завязываются. Раннелетнецветущий, цветет во второй половине июня. Дает полноценные семена. Самосев не отмечен, самовозобновление вегетативное. Семенами размножается при помощи человека. При посеве осенью всходы появляются весной следующего года. Первое цветение отмечается на 3-й год жизни. К вредителям и болезням устойчив. Ежегодные посевы *Iris laevigata*, проводимые в Ботаническом саду ЯГУ, позволили создать страховочный фонд растений, который используется при реинтродукционных работах.

В возрастном спектре *Iris laevigata* выделены три возрастных периода: латентный период, прегенеративный и генеративный. По данным Ивановой Н.С. (2005), возрастные состояния якутских образцов *Iris laevigata* характеризуются следующими параметрами. Проросток имеет зачаточный корень 1–1,5 см дл., формирует первый настоящий саблевидный лист длиной 1–2 см, шириной 0,2–0,3 см. Переход в ювенильное состояние отмечается через 15–20 дней, когда появляется второй лист. Растение теряет связь с семенем, переходит на автономное питание. Корневая система проникает в почву на глубину до 7 см. В имматурном возрастном состоянии происходит дальнейшее формирование вегетативной сферы. Высота растения составляет 17,5 см. В среднем, особь насчитывает 5 листьев длиной 16,5 см, шириной 0,5 см. Переход в виргинильное состояние отмечается во второй год жизни после весеннего отрастания. Растение приобретает черты взрослых особей с характерными для них признаками и размерами. Вступление в генеративный период происходит на тре-

тий год. С этого времени касатик ежегодно цветет, но плодоношение нерегулярное, отмечается только в благоприятные по влажности годы.

Обзор литературных и гербарных данных показал наличие в окрестностях г. Якутска трех ценопопуляций *Iris laevigata*: вдоль Покровского тракта, 25 км, берег озера (коллекция флоры ЯБС ИБПК СО РАН, колл. Данилова Н.С., 1967); пос. Жатай, остров Кытыл, берег оз. Кутур – Кюель (по данным Гербария ИБПК СО РАН, колл. Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И., 1987 г.); 10 км Покровского тракта, берег оз. Атласовское, территория Ботанического сада ЯГУ (2003 г.).

В настоящее время из этих трех ценопопуляций была обнаружена только одна, на берегу оз. Атласовское. В 2003 г. ценопопуляция занимала очень ограниченную площадь (25 м^2). Общая численность ее была низка, всего 33 экземпляра. Возрастной состав был представлен только двумя возрастными группами – вегетативными (25 особей) и генеративными (8 особей). Отсутствие молодой части возрастного спектра (всходов, ювенильных и имматурных растений) свидетельствовало о старости ценопопуляции и критическом ее состоянии (Данилова и др/, 2004).

В том же 2003 г. в ценопопуляции начаты восстановительные мероприятия. Было высажено 100 экземпляров молодых вегетативных растений. Поскольку плотность ценопопуляции была низка, высадку растений проводили в пределах ценопопуляции (Пестрякова, 2005)

Контрольный учет через 4 года, в 2007 г. показал, что численность ценопопуляции значительно возросла и составила 220 особей. Также увеличилась площадь ценопопуляции, которая к этому времени составила 35 м². При этом плотность популяции возросла до 6,3 особи на 1 м², против 1,3 в 2003 г. Возрастной состав восстанавливаемой ценопопуляции в 2007 г. представлен уже тремя возрастными состояниями: имматурными – 32 особи (14,5%), виргинильными – 169 особей (76,8%) и генеративными – 19 особей (8,6%). Отсутствие проростков и растений ювенильного возраста свидетельствует о вегетативном самоподдержании ценопопуляции. Проективное покрытие ценопопуляции неравномерно, в центральной части, где была проведена высадка рассады в 2003 г., растения сконцентрированы более обильно, с преимущественным преобладанием виргинильных и имматурных видов, периферийная часть ценопопуляции представлена отдельными, заметно отстоящими друг от друга генеративными и вегетативными особями.

Lilium pensylvanicum Ker.–Gawl. Главные лимитирующие факторы распространения – хозяйственное освоение территорий, выкопка луковиц и сбор на букеты. Восточноазиатский континентальный вид. Имеет широкий ареал от бассейна р. Енисей до Камчатки, Курильских островов, Сахалина и Хоккайдо на востоке; на юге до Северной Монголии, Северо-Восточного Китая и Кореи (Декоративные травянистые растения, 1997). В Якутии встречается в южных, юго-западных и центральных районах, северная граница распространения вида определяет границу распространения рода *Lilium*. Растет на пойменных лугах, в зарослях долинных кустарников, на лесных опушках, но также можно встретить и на более сухих местообитаниях – остепненных лугах (Красная книга РС(Я), 2000).

В интродукции испытывается с 1966 г. Мезофит. Луковичный геофит. Размножение семенное и вегетативное. При посеве цветет на третий год. Устойчив к вредителям и болезням. Ценное декоративное и лекарственное растение.

L. pensylvanicum ежегодно проходит полный цикл развития побегов. Отрастание начинается с середины мая, бутонизация отмечается с середины июня. По срокам цветения – с конца июня до конца первой декады июля вид отнесен к раннелетнецветущим растениям. Продолжительность цветения 15–20 дней. Семена созревают в августе. Онтогенез *Lilium pensylvanicum* в Якутии был изучен Н.С. Даниловой (1999), Н.С. Даниловым и др. (2005).

По литературным и гербарным данным в окрестностях г. Якутска были известны следующие местонахождения лилии пенсильванской: березняк на 25 км Покровского тракта; 500 м северо-восточнее здания Института Мерзлотоведения СО РАН, территория дачного поселка Сергелях (1963 г.), заросли кустарников; березняк на северном склоне Чочур–Мурана, окр. ЯБС ИБПК СО РАН.

Наше обследование показало, что к настоящему времени сохранилась только ценопопуляция на 25-м км Покровского тракта, которая расположена у подножья северо-восточного склона коренного берега р Лена, в разнотравно-березняковом сообществе. Вид не образует больших зарослей, площадь ценопопуляции 105 м², так как ценопопуляция небольшая, подсчету подверглись все особи. Плотность ценопопуляции равна 1,6 особей / м², при общей численность 166 особей.

Возрастной спектр представлен тремя возрастными группами – ювенильные (156 особей) – 94%, виргинильные (9 особей) – 5,5%, сенильные (1 особь) – 0,6%. Ценопопуляция лилии пенсильванской молодая, о чем свидетельствует отсутствие генеративных особей. Преобладание левой части спектра объясняется необычно влажными вегетационными периодами 2006–2007 гг., когда осадков выпало значительно больше нормы, что спровоцировало массовое прорастание семян, находящихся в почве. Дальнейший мониторинг даст ответ на вопрос о необходимости проведения восстановительных работ.

Если в отношении этой ценопопуляции мы пока не можем сказать, нуждается ли она в реинтродукционных мероприятиях, то исчезнувшая ценопопуляция на территории пос. Сергелях, безусловно, должна быть восстановлена. Условия местообитания за 40 лет здесь несколько изменились – участок ощущает постоянный пресс со стороны дачников; также в связи со строительством поселка Института мерзлотоведения СО РАН часть территории, на которой произрастала лилия пенсильванская, ежегодно затапливается талыми водами.

В конце августа 2005 г. на ограниченной площади было высажено 275 луковиц разновозрастных особей (имматурные, виргинильные, генеративные). Наблюдения 2007 г. показали что, восстановленная ценопопуляции находится в угнетенном состоянии. Часть луковиц была выкопана дачниками, основная часть повреждена мышами. Возможно, в почве имеется некоторый запас луковиц в состоянии покоя. Возрастной спектр изменился кардинально, в нем появились проростки (5 экз.), ювенильные особи (41 экз.), виргинильные (10 экз.), что говорит о семенном самоподдержании восстанавливаемой ценопопуляции. Полностью выпали из спектра имматурные и генеративные особи, что связано с деятельностью человека. Перенос в природные обитания столь декоративного растения в места большого скопления населения сопряжены с человеческим фактором. Дальнейшие наблюдения покажут насколько необходимы и оправданны эти работы.

Delphinium grandiflorum L. – живокость крупноцветковая. Восточноазиатский борельный вид. Распространен в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, за пределами России – в Монголии и Китае. На территории Якутии встречается редко и спорадически в окрестностях г. Олекминска, по долине р. Лена вниз по течению до г. Жиганска, в долинах рр. Алдан, и Вилюй (Караваев, 1945; Красная книга РС(Я), 2000).

Ксеромезофи, является компонентом реликтовых экстразональных степных группировок в Центральной Якутии (Красная книга РС(Я), 2000). Наиболее обычные местообитания вида – открытые южные степные склоны коренного берега р. Лена. Часто это группировки с господством *Stipa krilovii*, распространенные небольшими участками.

В окрестностях г. Якутска описаны две ценопопуляции: на пойме ниже пос. Тулагино; 500 м северо-восточнее от Института мерзлотоведения СО РАН, на территории дачного поселка Сергелях, на разнотравно-злаковом лугу. Первая ценопопуляция находится в относительно благополучном состоянии, опасение вызывает состояние второй, которая расположена на разнотравно-злаковом лугу. Участок, где произрастает вид с северо-восточной стороны ограничен автомобильной дорогой, с юго-западной – дачным участком. Ценопопуляция испытывает очень сильный антропогенный пресс. Во-первых, интенсивное вытаптывание, во-вторых, площадь ценопопуляции, видимо, сократилась вследствие скопления талых вод на ее периферийных частях. Кроме того, немаловажный вклад в уничтожение ценопопуляции живокости крупноцветковой внесли сборы букетов дачниками.

На настоящий момент площадь, занимаемая живокостью крупноцветковой, составляет 3 м², всего на данном участке найдены только 3 генеративные особи. Средняя высота растений варьирует до 45,3 см, длина листовой пластинки 4,9 см, ширина листовой пластинки 8,7 см, количество цветков – 2,6, диаметр цветков – 2,3 см.

Так как ценопопопуляция находится на грани исчезновения, в 2007 г. были проведены работы по ее восстановлению. Учитывая, что *Delphinium grandiflorum* – стержнекорневое растение и плохо переносит пересадку, перенос растения был проведен путем посева семян. Дальнейшие наблюдения покажут ход восстановления данной ценопопуляции.

Литература

Данилова Н.С. Луковичные геофиты в культуре. Якутск: изд. ЯГУ, 1999. 118 с.

Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова. Биология охраняемых растений Центральной Якутии. Якутск: Изд. ЯНЦ СО РАН, 2005. 112 с.

Данилова Н.С., Иванова Н.С., Пестрякова С.Б. Оценка состояния ценопопуляций редких видов в окр. г. Якутска // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. Ч. 1. С. 39–40.

Декоративные травянистые растения. Л.: Наука, 1977. Т. 2. 458 с.

Иванова Н.С. Охрана некоторых редких и исчезающих видов растений в Центральной Якутии: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Якутск, 2005. 17 с.

Иванова Н. С., Данилова Н.С., Борисова С.З. Современное состояние ценопопуляций редкого вида *Iris laevigata* // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы VI Международной научно-практической конференции. – Барнаул: Изд-во «Азбука», 2007. 364 с.

Караваев М.Н. Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии // Бот. журн. 1945. Т. 30, № 2. С. 62–76.

Пестрякова С.Б. Состояние ценопопуляций редких видов // Сборник научных трудов молодых ученых. Вып. 1: Изд-во Института мерзлотоведения СО РАН, 2005. С. 32–34.

Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / МОП РС(Я), Департамент биологических ресурсов. Якутск: НИПК «Сахаполиграфиздат», 2000. 256 с.

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ: ВЗГЛЯД ЧЕРЕЗ 20 ЛЕТ

Беркутенко А.Н.

Магадан, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

Северо-Восток Азии, под которым понимается территория Магаданской области и Чукотского автономного округа, занимает площадь более 1 млн. 200 тыс. км^2, что более чем в 2 раза превосходит территорию, например, такого государства как Франция (1200,1 тыс. км^2 и 549, 2 тыс. км^2 соответственно). 20 лет назад редким растениям Магаданской области, которая на тот момент включала и Чукотский автономный округ, было посвящено отдельное издание, вышедшее в качестве препринта (Беркутенко, 1987). При отборе видов в эту публикацию использовались как литературные данные (Арктическая флора СССР, 1960–1987; Харкевич, Качура, 1981; Хохряков, 1985 и др.), так и личные полевые наблюдения в Магаданской области и Чукотском автономном округе. Для каждого вида приводились сведения по экологии, характеру ареала, для ряда видов – отличия от близкородственных. Для большинства видов были процитированы гербарные этикетки, что придавало документальность данному изданию и позволяло использовать этот материал при создании баз данных по редким видам. Всего в этом издании, представляющем прообраз Красной книги Северо-Востока Азии и отличающемся от нее отсутствием цветных иллюстраций и точечных карт ареалов, были даны сведения по 165 видам сосудистых растений, редких на Северо-Востоке Азии, отдельно был приведен перечень 25 видов, не являющихся редкими, но из-за своей высокой декоративности подвергающихся опасности уменьшения численности.

Несмотря на неоднократно предпринимавшиеся усилия, возможностей для издания Красных книг по теперь уже двум отдельным субъектам Российской Федерации – Магаданской области и Чукотскому автономному округу, не было. И только сейчас появилась реальная возможность их подготовки и издания. Естественно, что прошедшее время внесло не только изменения в ареалы, добавив новые местонахождения редких видов, но изменения и дополнения в первоначальный «краснокнижный» список видов сосудистых растений. Ниже приводятся списки редких видов, в которых двумя звездочками помечены роды, одной – виды, отсутствующие в предшествующем общерегиональном списке редких видов Северо-Востока Азии (Беркутенко, 1987). При составлении этих списков были учтены номенклатурные изменения, результаты таксономических ревизий, гербарные материалы центральных и региональных гербариев, литературные источники, содержащие сведения о новых находках, среди которых такое издание как 8-томная сводка «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996) и «Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения…» (2006).

Список редких видов сосудистых растений Магаданской области:

*Ajania pallasiana, Allium victorialis, Artemisia dracunculus, Astragalus marinus, A. polaris, Baeothryon uniflorum, Botrychium lunaria, B. robustum, Bromopsis canadensis, Cacalia auriculata, Calla palustris, Caragana jubata, Cardamine pedata, C. victoris, Carex micropoda, Cassiope lycopodioides, Chamaerhodos erecta, C. grandiflora, Cinna latifolia, Circaea alpina, Clausia aprica, Claytoniella vassilievii, Clematis fusca, Cryptogramma acrostichoides, C. stelleri, Cypripedium guttatum, Dactylorhiza aristata, Danthonia riabuschinskii, Dendrantema mongolicum, Draba magadanensis, D. majae, Dracocephalum stellerianum, Drosera anglica, Equisetum hyemale, *Filipendula kamtschatica, Gentiana triflora, Glyceria lithuanica, **Goodyera repens, Gypsophila patrinii, **Hammarbia paludosa, Helictotrichon krylovii, Hystrix sibirica, Iris laevigata, **Isoëtes asiatica, Lemna trisulca, L. turionifera, Leontopodium conglobatum, Lesquerella arctica, Lilium pensylvanicum, Linum komarovii, Listera cordata, Lobelia sessilifolia, Lycopodium obscurum, Magadania olaensis, M. victoris, Malaxis monophyllos, Matteuccia struthiopteris, Melica nutans, *Minuartia tricostata, Moneses uniflora, Myrica tomentosa, Naumburgia thyrsiflora, Nuphar pumila, Nymphaea tetragona, **Oxalis acetosella, Oxycoccus palustris, Oxytropis darpirensis, Pennelianthus frutescens, Persicaria amphibia, Phlox sibirica, Picea obovata, *Platanthera chorisiana, P. tipuloides, Polypodium sibiricum, **Polystichum lonchitis, Potamogeton compressus, P. gramineus, P. natans, P. pectinatus, P. tenuifolius, Ptilagrostis alpina, Pulsatilla magadanensis, Rheum compactum, Rhodiola quadrifida, Rhododendron adamsii, Sagittaria natans, Salix darpirensis, S. magadanensis, S. pyrolifolia, Saxifraga derbekii, Scheuchzeria palustris, Schizachne callosa, *Scirpus tabernaemontani, Scutellaria ochotensis, Senecio cannabifolius, Sisymbrium polymorphum, Smelowskia alba, Sorbaria pallasii, Sparganium emersum, S. natans, Stachys aspera, Stellaria bungeana, Streptopus amplexicaulis, **Suaeda arctica, Subularia aquatica, Trautvetteria japonica, Trollius chartosepalus, Vahlodea flexuosa, Veronica humifusa.*

В приложении приведены виды: *Anemone sylvestris, Anemonidium dichotomum, Anemonoides debilis, Aquilegia parviflora, Arnica frigida, Cardamine trifida, Delphinium cheilanthum, Fritillaria camtschatcense, Pulsatilla ajanensis, P. dahurica, P. multifida, Pyrola rotundifolia, Rhododendron aureum, R. camtschaticum, Trollius membranostylis.*

Список редких видов Чукотского автономного округа:

**Acetosella krausei, Aconogon alaskanum, *Aguilegia parviflora, *Androsace semiperennis, Anemone multiceps, A. parviflora, **Aphragmus eschscholtzianus, *Arabidopsis bursifolia, Arenaria longipedunculata, *Artemisia arctisibirica, A. dracuncullus, *A. flava, A. senjavinensis, Astragalus polaris, Bolboschoenus planiculmis, *Botrychium boreale, *B. lanceolatum, B. lunaria, *Campanula tschuktschorum, Cardamine sphenophylla, C. trifida, C. victoris, Cryptogramma stelleri, Cardamine purpurea, *Carex amgunensis, *C. micropoda, Chamaerhodos erecta, *Chrysosplenium rimosum, *Cinna latifolia, Claytoniella vassilievii, Dodecatheon frigidum, Dendranthema mongolicum, Erigeron compositus, Erigeron hyperboreus, **Gastrolychnis soczaviana, **Glyceria triflora, Gymnocarpium dryopteris, Hedinia tibetica, Hedysarum mackenzii, Helictotrichon krylovii, **Hulteniella integrifolia, **Isoëtes asiatica, *Juncus filiformis, Leontopodium kamtschaticum, Lesquerella arctica, Limosella aquatica, Lomatogonium carinthiacum, **Lysiella oligantha, Mentha canadensis, *Monolepis asiatica, Naumburgia thyrsiflora, Nesodraba grandis, **Nuphar pumila, **Nymphaea tetragona, *Oxytropis anadyrensis, O. kamtshatica, O. revoluta, *O. uschakovii, *O. wrangelii, *Papaver anjuicum, P. walpolei, *Pedicularis tristis, *Persicaria amphibia, Phegopteris connectilis, Phippsia concina, Phlox sibirica, Plantago jurtzevii, *Poa beringiana, Podistera macounii, Populus balsamifera, *P. tremula, *Potamogeton perfoliatus, *Potentilla anadyrensis, *P. beringensis, P. pulchella, Primula egaliksensis, *P. tschuktschorum, *P. xanthobasis, Puccinella beringensis, *Ranunculus punctatus, Rhodiola rosea, Ruppia maritima, Sagittaria natans, Salix brachycarpa, *S. rorida, *Saussurea schanginiana, Saxifraga anadyrensis, Selaginella selaginoides, Smelowskia alba, Sparganium angustifolium, *Spiraea media, Stellaria dicranoides, **Suaeda arctica, Subularia aquatica, *Taraxacum albescens, *T. petrovskyi, *Tephroseris jacutica, Thlaspi cochleariforme, T. kamtschaticum, Tillaea aquatica, Trollius chartosepalus, Viburnum edule.*

Приложение:

Taraxacum acricorne, T. anadyricum., T. lenense, T. leucocarpum, T. jurtzevii, T. hyparcticum, T. tolmaczevii, T. lyngeanum, T. pseudoplatylepiu, T. nanaunii, T. tamarae, T. uschakovii, T. wrangelicum, T. stepanovae, P. chionophilum, P. gorodkovii, P. calcareum, P. uschakovii, P. multiradiatum, P. schamurinii, P. hypsipetes, P. nivale, P. atrovirens, P. nudicaule L. subsp. *insulare, P. anadyrense, Oxytropis deflexa* subsp. *dezhnevii, O. uschakovii, O. schmorgunoviae, O. vasskovskyi, O. kateninii, O. middendorffii* subsp. *coerulescens, O. evenorum.*

Основанием для включения в Приложение видов Чукотского автономного округа явилось то, что таксономический статус и их ареалы еще нельзя считать достаточно выясненными. Включение таких нередких на Чукотке видов в основной список как *Dodecatheon frigidum*, *Rhodiola rosea* объясняется высокой декоративностью первого вида и уязвимостью популяций второго при заготовках растения в лекарственных целях. Эндемик Северо-Востока Азии *Cardamine victoris* мы сочли возможным оставить в основном списке несмотря на все увеличивающееся число местонахождений его в Чукотском автономном округе, так как этот вид при антропогенном прессе все же быстро исчезает: например, из бухты Нагаева (г. Магадан) известны сборы В. Белоусова *C. victoris* за 1914 год (LE), однако сейчас этот вид не найти ближе 20–30 км от Магадана.

Начиная работать над списком видов, мы проанализировали все доступные нам региональные Красные книги и даже посвятили этому отдельную публикацию (Беркутенко, 2007). Оптимальным количеством видов для представления в региональных Красных книгах нам представляется примерно 10% от состава флоры. А.А. Коробковым (личное сообщение) видовое богатство аборигенной флоры Чукотского автономного округа оценивается в 1000 видов, поэтому мы посчитали репрезентативным количество видов в 100–103 вида в основном списке и несколько десятков в Приложении. При консультациях с А.А. Коробковым такой подход был им одобрен. Если же следовать советам других специалистов, то в списке «краснокнижных» видов может оказаться треть видового состава флоры, что нам представляется нецелесообразным. Особую критичность приходится проявлять при изучении новых таксонов. Например, А.В. Галаниным (Галанин и др., 1998) с территории северной части Корякского нагорья, относящейся к Чукотскому автономному округу, было намечено к описанию 29 (!) новых таксонов из самых разных семейств, сопровождавшихся описанием на русском языке морфологических характеристик, некоторых отличий и пунктов нахождения. Описания на латинском языке этих новых видов и подвидов не появились, однако в монографии А.В. Беликович (2001) фигурирует уже более 50 (!) новых таксонов А.В. Галанина с северной части Корякского нагорья. В обширном списке литературы в этой монографии, содержащей ценные сведения о флористических находках, никаких указаний на работы А.В. Галанина, где были бы описаны его новые виды, не приводится.

Хотя страницы Красных книг не место для таксономических дискуссий, при отборе видов приходится следовать какой-то определенной концепции вида. Например, в трактовке *Phlox sibirica* L. (syn. *P. alaskensis* Jordal) мы следуем E. Hulten (1968), полагая, что более подушковидный облик растений с Чукотки – ответ на суровые климатические условия, и этот признак недостаточен для признания за восточночукотскими растениями самостоятельного видового ранга. Когда 20 лет назад составлялся первый спи-

сок редких видов Северо-Востока Азии, молекулярная биология не имела такого бурного развития, как сейчас. Вполне вероятно, что биомолекулярные исследования в отношении тех таксонов, статус которых в настоящее время не представляется очевидным, могут пролить свет и на решение, включать или нет их в новые издания Красных книг, которые должны выходить с периодичностью не реже одного раза в 10 лет (Методические рекомендации…, 2006).

При проведении полевых работ были использованы средства гранта ДВО РАН 06-I- П11-036.

Литература

Арктическая флора СССР. Вып. 1–10. 1960–1987, М.-Л., Наука.

Беликович А.В. Растительный покров северной части Корякского нагорья. Владивосток, Дальнаука, 2001. 415 с.

Беркутенко А.Н. Редкие растения Магаданской области. Препринт. Магадан. 1987. 74 с.

Беркутенко А.Н. О соотношении видов в региональных Красных книгах // Всероссийская конференция по заповедному делу. Благовещенск. 2007. С. 50–53.

Галанин А.В., Беликович А.В., Галанина И.А. Особенности флоры и растительности северной Корякии // Комаровские чтения, Владивосток, Дальнаука, 1988. С. 43–72.

Методические рекомендации по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации. Москва, 2006. 20 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л. Наука, 1985–1996.

Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток. Дальнаука, 2006. 455 с.

Хохряков А.П. 1985. Флора Магаданской области. М.: Наука. 396 с.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений Дальнего Востока и их охрана. М., Наука, 1981. 231 с.

Hulten E. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford. California. 1968. 1008 p.

УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Боронникова С.В.

Пермь, Пермский государственный университет

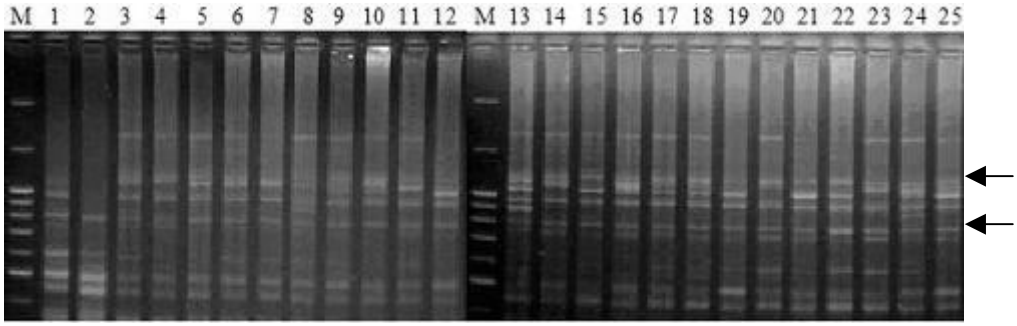
В «Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения редких видов животных, растений и грибов», принятой в 2004 г. Министерством природных ресурсов РФ, приведены биологические критерии оценки состояния редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, среди которых первостепенными являются: численность популяции и темп ее изменения, популяционная структура вида, плотность популяции, ее возрастная структура и уровень генетического разнообразия в популяции.

В качестве объектов исследований были избраны редкие лекарственные и декоративные виды растений Пермского края из семейства *Ranunculaceae*: *Adonis vernalis* L. и *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb. с категорией угрожаемого состояния 3 (R) – редкие виды (Горчаковский, 1982; Красная книга Среднего Урала, 1996). Исследования велись на уровне ценопопуляций, то есть конкретных популяций, расположенных в пределах фитоценоза. Исследованы три ценопопуляции *A. vernalis* и две ценопопуляции *A. sibirica*. Для анализа молекулярно-генетического полиморфизма ДНК двух видов рода *Adonis* были собраны в 2006 и 2007 гг. в каждой ценопопуляции листья с 30 случайно выбранных растений на расстоянии от 30 до 50 м друг от друга. Для выделения ДНК использовали одну из общепринятых методик с незначительными модификациями (Torres et al., 1993).

Анализ молекулярно-генетического полиморфизма ДНК проводился с использованием ISSR-(Inter Simple Sequence Repeats) – метода с применением полимеразной цепной реакции (Zietkiewicz et al., 1994; Календарь и др., 2002). Реакционная смесь для полимеразной цепной реакции объемом 25 мкл содержала: 2 единицы Taq-полимеразы («Силекс М»), 2,5 мкл стандартного 10х буфера для ПЦР (Силекс М), 25 пМ праймера, 2,5 мМ Mg^{2+}, 0,25 мМ dNTP. На смесь наслаивали 2 капли минерального масла. Амплификацию ДНК двух видов адонисов весеннего проводили с использованием 5 ISSR-праймеров (табл. 1), синтезированных в ЗАО «Синтол» и «Евроген» (Москва), в термоциклере «Терцик» (НПФ «ДНК-Технология», Москва) по следующей программе: предварительная денатурация 94°С, 2 мин.; первые пять циклов 94°С, 20 сек.; t° отжига, 10 сек.; 72°С, 10 сек.; в последующих тридцати пяти циклах 94°С, 5 сек.; t отж., 5 сек.; 72°С, 5 сек. Последний цикл элонгации длился 2 мин при 72ºС. Температура отжига в зависимости от G/C состава праймеров варьировала от 46 до 56°С. В качестве отрицательного контроля (К-) в реакционную смесь для проверки чистоты реактивов добавляли вместо ДНК 5 мкл деионизированной воды. Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 2% агарозном геле в 1х ТВЕ буфере, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в проходя-

щем ультрафиолетовом свете. Для определения длины фрагментов ДНК использовали маркер молекулярной массы (100 bp +1.5 + 3 Kb DNA Ladder) («ООО-СибЭнзим-М», Москва). Для количественной оценки степени полиморфизма и определения уровня дивергенции между изученными ценопопуляциями, полученные данные были представлены в виде матрицы бинарных признаков, в которой наличие или отсутствие в ISSR-спектре одинаковых по размеру фрагментов рассматривалось, соответственно, как состояние 1 или 0. При этом учитывали только воспроизводимые в повторных экспериментах фрагменты, полиморфизм по интенсивности не брали в расчет. Проведен компьютерный анализ молекулярно-генетического полиморфизма ДНК с помощью компьютерной программы PopGen32 и с помощью специализированного макроса GenAlEx6 для MS-Excel. Уровень генетического разнообразия определялся на основе анализа молекулярно-генетического полиморфизма ДНК (Nei, 1987). В качестве показателей оценки генного разнообразия мы использовали следующие параметры: общее генное разнообразие в суммарной выборке (H_T), среднее выборочное генное разнообразие по всем локусам (H_S) и показатель подразделенности популяций (G_{ST}) (Nei, 1972; 1987). Оценка внутри- и межпопуляционного разнообразия была проведена на основе информационного индекса Шеннона (Chalmers et al., 1992). Статистическая обработка данных проведена по методикам Г.Ф. Лакина (1990) и Л.А. Животовского (1991).

В трех изученных ценопопуляциях *A. vernalis* ISSR-методом выявлено 72 амплифицированных фрагментов ДНК, 67 из которых были полиморфными. В среднем при ISSR-анализе один праймер инициировал синтез 14 фрагментов ДНК (рис.). Число полиморфных фрагментов в суммарной выборке растений *A. vernalis* варьировало от 9 до 19, а их размеры – от 320 до 1900 пн. Уровень полиморфизма в суммарной выборке в зависимости от ISSR-праймера колебался от 81,82% до 100% и в среднем составил 93,06%.



ISSR-спектр ценопопуляции *A. vernalis* (Av3) с праймером M2:
цифрами обозначены номера проб, M – молекулярный маркер, с фрагментами размером сверху вниз 2000 пн, 1500 пн., 1000 пн, 900 пн, 800 пн и т.д.; стрелками указаны некоторые полиморфные фрагменты ДНК.

Уровень полиморфизма амплифицированных фрагментов ДНК *A. vernalis*, полученных в результате ПЦР со всеми ISSR-праймерами, в Av1 составил 79,16%, в Av2 – 83,33% и в Av3 – 68,06%. Уровень полиморфизма в суммарной выборке в зависимости от ISSR-праймера колебался от 81,82% до 100% и в среднем составил 93,06%.

В двух изученных ценопопуляциях *A. sibirica* ISSR-праймеры инициировали синтез 27 фрагментов ДНК, 21 из которых были полиморфными, доля полиморфных локусов составила 71,17%. Размеры фрагментов варьировали от 230 до 1750 пн. Доля полиморфных локусов в первой ценопопуляции *A. vernalis* (As1) составила 40,59%, во второй ценопопуляции (As2) – 56,47%.

М. Ней ввел понятия общего генного разнообразия в суммарной выборке (H_T), среднего выборочного генного разнообразия (H_S) и показатель подразделенности популяций (G_{ST}) (Nei, 1987). Общее генное разнообразие на всю выборку *A. vernalis* по ISSR-методу составила 0,3317, а среднее генное разнообразие – 0,2913. Коэффициент подразделенности ценопопуляций (G_{ST}) по ISSR-методу показывает, что на межпопуляционную компоненту генетического разнообразия *A. vernalis* приходится 12,19% разнообразия. Общее генное разнообразие (H_T) на всю выборку *A. sibirica* незначительно меньше, чем у *A. vernalis* и равно 0,2863. Среднее выборочное генное разнообразие (H_S) *A. sibirica* составило 0.1736. На межпопуляционную изменчивость у *A. sibirica* вида приходится 39,35%.

Для оценки внутри- и межпопуляционного разнообразия редких видов растений традиционно применяется информационного индекса Шеннона (Артюкова и др., 2004; Боронникова и др., 2007). Среднее значение индексов разнообразия Шеннона в изученных ценопопуляциях *A. vernalis*, рассчитанные по ISSR-праймерам, составило 42,52%. Выше этот показатель в Av2. Индекс Шеннона, рассчитанный на об-

щую выборку *A. vernalis*, равен 49,13%. На долю внутрипопуляционного генетического разнообразия *A. vernalis* приходится 86,71%,а на долю межпопуляционного – 13,28%. Среднее значение индексов разнообразия Шеннона в изученных ценопопуляциях *A. sibirica*, рассчитанные по ISSR-праймерам, составило 26,31%. Индекс разнообразия для суммарной выборки (H_{sp}) значительно выше, чем индекс разнообразия каждой отдельной ценопопуляции (H_o). Доля межпопуляционного разнообразия *A. sibirica* составила 33,60% (табл.).

Таким образом, оба подхода к определению генетического разнообразия, то есть определение показателя подразделенности популяций (G_{ST}) и коэффициента Шеннона, у изученных видов дали близкие результаты. При изучении редких ресурсных видов растений можно рекомендовать оба подхода, но, на наш взгляд, показатель подразделенности популяций (G_{ST}), предложенный Ней (Nei, 1987), более приемлем для видов, имеющих большую численностью популяций, а определение индекса Шеннона возможно для выявления уровня генетического разнообразия редких видов растений с минимальной численностью популяций. Предлагаемый подход определения уровня генетического разнообразия был нами сформулирован и проверен при изучении ценопопуляций шести редких видов растений Пермского края, имеющих декоративное и лекарственное значение, и двух эдификаторных видов растений на площадках с разной степенью нефтяного загрязнения (Боронникова, 2007).

Генетическое разнообразие внутри и между ценопопуляциями двух видов рода *Adonis*

Праймер ISSR	Нуклеотидная последовательность(5'→ 3')	H_o			H_{sp}	H_{pop}	H_{pop} / H_{sp}	(H_{sp}-H_{pop})/ H_{sp}
		Av1	Av2	Av3				
Adonis vernalis								
M1	$(AC)_8$ CG	0,4628	0,5263	0,3583	0,5323	0,4491	0,8437	0,1562
M2	$(AC)_8$CC	0,4055	0,4152	0,3132	0,4148	0,3779	0,9112	0,0887
M3	$(AC)_8$CT	0,3540	0,4561	0,4313	0,4917	0,4138	0,8415	0,1584
M9	$(GAC)_4$	0,4341	0,5622	0,3321	0,5034	0,4428	0,8796	0,1203
M12	$(CA)_6$G	0,4147	0,4797	0,4325	0,5145	0,4423	0,8596	0,1403
Среднее		0,4142	0,4879	0,3734	0,4913	0,4252	0,8671	0,1328
Adonis sibirica								
		As1	As2					
M1	$(AC)_8$ CG	0,2433	0,316		0,3532	0,2796	0,7917	0,2082
M12	$(CA)_6$G	0,1980	0,2952		0,4599	0,2466	0,5362	0,4637
Среднее		0,2206	0,3056		0,4065	0,2631	0,6639	0,3360

Примечание: H_o – индекс разнообразия Шеннона для ценопопуляции; H_{sp} – индекс разнообразия Шеннона для суммарной выборки; H_{pop} – среднее значение индекса разнообразия Шеннона для ценопопуляций; H_{pop} / H_{sp} – внутрипопуляционное разнообразие; (H_{sp}-H_{pop})/ H_{sp} – межпопуляционное разнообразие

Уровень генетического разнообразия является одним из критериев оценки состояния популяций и в совокупности с другими критериями, такими как численность, плотность, возрастной спектр, позволяет объективно оценить состояние популяций, определить перспективы их развития и рекомендовать меры охраны.

Работа выполнена при частичной поддержке грантов РФФИ № 07-04-96032, № 07-04-96016.

Литература

Артюкова Е.В, Холина А.Б., Козыренко М.М. Анализ генетической изменчивости редкого эндемичного вида *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (*Fabaceae*) на основе RAPD-маркеров // Генетика. 2004. Т. 40. № 7. С. 877–884.

Боронникова С.В. Популяционно-генетический мониторинг генофондов редких ресурсных видов растений Пермского края // Флора Урала в пределах бывшей Пермской губернии и ее охрана: материалы межрегиональной конференции, посвященной 140-летию со дня рождения П.В. Сюзева / под ред. Е.И. Демьяновой / С.А. Овеснова / Л.Г. Переведенцевой. Пермь, 2007. С. 37–43.

Боронникова С.В., Кокаева З.Г., Дрибноходова О.П., Гостимский С.А., Тихомирова Н.Н. Анализ ДНК-полиморфизма реликтового вида Урала наперстянки крупноцветковой (*Digitalis grandiflora* Mill.) с помощью RAPD- и ISSR- маркеров // Генетика. 2007. Т. 43. № 5. С. 653–659.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Предуралья. М.: Наука, 1982. 283 с.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Календарь Р.Н., Глазко В.И. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение // Физиология и биохимия культурных растений. 2002. Т. 34. №. 4. С. 141–156.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 1996. 279 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов – 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

Chalmers K.J., Waugh R., Sprent J.I., et al. Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers // Heredity.1992. V. 69. P. 465–472.

Nei M. Genetic distance between populations // Amtr. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.

Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press, 1987. P. 176–187.

Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. V. 76. P. 5269–5273.

Torres A.M., Weeden N.F., Martin A. Linkage among sozyme, RFLP and RAPD markers in *Vicia faba* // Theor. Appl. Genet. 1993. V. 5. P. 937–945.

Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)- anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. V. 20. P. 176–183.

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ОРХИДНЫХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ

Быченко Т.М.

Иркутск, Иркутский государственный педагогический университет

Центральная Сибирь (ЦС) включает Иркутскую и Читинскую области, Республику Бурятия, охватывающие огромную территорию – 1 550 700 км². ЦС находится в центре Азиатского материка, на стыке нескольких биографических областей, в центре расположено оз. Байкал, обрамленное 4-мя горными хребтами – Приморский, Байкальский, Баргузинский и Хамар-Дабан. Флора ЦС отличается значительным видовым разнообразием, эндемизмом и реликтовостью, что связано с древностью территории и многообразием экологических условий. Согласно последним флористическим сводкам (Флора Сибири, 1987–2003; Конспект…, 2005 и др.) флора ЦС включает свыше 2600 видов и подвидов сосудистых растений. В настоящее время из этого числа в региональные Красные книги (КК) ЦС занесено 346 видов (13,3% от флоры ЦС), относящихся к 246 родам и 96 семействам, большая часть из них – реликты и эндемики Байкальского региона. В число ведущих семейств, насчитывающих более 9 видов, вошли следующие: *Fabaceae* – 45, *Ranunculaceae* – 23, *Orchidaceae* – 23, *Poaceae* – 20, *Rosaceae* – 20, *Cyperaceae* – 15, *Asteraceae* – 10, *Liliaceae* – 9.

На территории ЦС с учетом последних флористических сводок, а также гербарных и авторских данных произрастает 41 вид орхидных из 22 родов (табл.1). Из этого числа в Иркутской области (ИР) встречается 32 вида орхидных, в Республике Бурятия (РБ) – 32, в Читинской области (ЧИ) – 29, в Южном Прибайкалье – 32 вида из 20 родов. В настоящее время в КК Иркутской области (ККИР) включено 16 видов орхидных, что составляет 50% от общего числа (2001), в КК Читинской области (ККЧИ) – 13 (44,8%) видов орхидных (2002), в КК Республики Бурятия (ККРБ) – 12 (37,5%) видов (2002).

В новую редакцию КК РФ (Перечень…, 2005) включено 8 видов орхидных, их них 2 вида новых – *P. pauciflora* и *C. ventricosum*. Первый занесен в КК ЧИ (2002), а второй вид не вошел ни в один список региональных КК. К сожалению, в новую редакцию КК РФ не был включен редкий вид *Lysiella oligantha*, который крайне редко встречается на всей территории ЦС, имеет дизъюнктивный ареал и, по нашим данным, образует крайне малочисленные популяции (1–5 особей), под потенциальную защиту вид попал только на территории Республики Саха. Таким образом, на территории ЦС 23 вида орхидных (56,1%), а в Южном Прибайкалье – 16 видов (50%) оказались уязвимыми, редкими или исчезающими и были включены в те или иные региональные КК. Потенциально не защищенными остались 18 видов. Из этого числа для 3-х видов (*D. maculate*, *D. psychrophilla* и *D. kotschyi*) известно лишь 1–2 местонахождения на территории ИР и РБ; 2 вида (*Pl. hologlottis* и *D. umbrosa*) также крайне редко встречаются на территории РБ и ЧИ. Из-за продолжающегося антропогенного прессинга (вырубка лесных массивов, пожары, рекреация) крайне уязвимы популяции 3-х лесных видов: *C. trifida*, *G. repens*, *C. ventricosum*. Изменение физико-химических свойств почв и как следствие – нарушение микоризных связей, приводят к сокращению численности популяций опушечных, лугово-лесных – *C. viride* и *G. conopsea*, луговых – *Sp. sinensis*, *H. monorchis* и других видов.

Одной из эффективных мер сохранения биоразнообразия орхидных является сохранение естественных фитоценозов, в которых они произрастают. В пределах ЦС к настоящему времени действует 3 национальных парка и 7 заповедников: Байкало-Ленский и Витимский в ИР, Байкальский, Баргузинский и Джергинский в РБ, Даурский и Сохондинский в ЧИ. На территории национальных парков зарегистрировано 28 видов орхидных (68%), из них 15 включены в региональные КК. В результате последних флористических инвентаризационных работ, а также с учетом наших данных в Тункинском национальном парке произрастает 23 вида, в Прибайкальском – 25 видов, в Забайкальском природном национальном парке – 14 видов. В наибольшей степени охрана генофонда обеспечивается в заповедниках, ботанических заказниках (БЗ), дендропарках и ботанических садах. В отличие от национальных парков в заповедниках отсутствует функциональное зонирование и заповедность гарантируется на всей территории, а не только на какой-нибудь ее части. Общая площадь 7 заповедников ЦС со-

ставляет 24129,96 км² (1,6%), что явно недостаточно для сохранения видового разнообразия, т.к. для сохранения генофонда редких видов охраняемая территория должна быть приближена как минимум к 10%. В заповедниках охраняется 218 редких видов растений ЦС (Бойков, 2005), из них 29 видов орхидных. Наличие редких и исчезающих видов орхидных на этих территориях – это шанс на выживание, чем в большем числе заповедников встречается вид, тем выше его степень защищенности. Анализ видов орхидных по их встречаемости на территории заповедников показал, что больше всего видов зарегистрировано в Баргузинском заповеднике (18) и меньше всего в Витимском (9) и Даурском (3), что связано с недостаточной изученностью их территорий. Наибольшую степень защищенности имеют 3 вида орхидных (*C. trifida*, *G. repens*, *C. viride*), которые встречаются в 6 заповедниках, но ни один из них не включен в региональные КК, а наименьшую 7 видов (в 1-м заповеднике), остальные 12 видов оказались вне территории заповедников, в том числе, такие редкие виды, как *C. shanxiense*, *D. longifolia*, *D. salina*, *Ep. palustris*, *H. linearifolia*, *L. pinetorum*, *Pl. freynii*, *Pl. hologlottis*, *P. pauciflora* и др. Таким образом, большинство редких и исчезающих видов орхидных ЦС либо не вошли в состав заповедников, либо оказались под защитой всего лишь 1–2-х, что не гарантирует сохранения их биоразнообразия (табл. 1).

Таблица 1

Распределение видов орхидных ЦС по градиенту защищенности**

ККРФ*	ККЧИ	ККРБ	ККИР	Виды орхидных	Национальные парки			ИР			БУ		ЧИ		ЧЗ
					Т	П	З	В	Бл	Бк	Бр	Дж	Да	С	
				Corallorhiza trifida Chatel	+	+	+	+	+	+	+	+		+	6
				Goodyera repens R. Br.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	6
				Coeloglossum viride (L.) C. Hartman		+		+	+	+	+	+		+	6
3	3	2	3	*Calypso bulbosa* (L.) Oakes	+	+	+	+	+	+	+	+			5
	2	2	3	*Cypripedium guttatum* Sw.	+	+	+		+	+	+	+		+	5
3	3	2	2	*C. macranthon* Sw.	+	+	+		+	+	+	+		+	5
				D. hebridensis (Wilmott) Aver.	+	+		+	+	+	+			+	5
				Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	+	+	+			+	+	+	+	+	5
				Herminium monorchis (L.) R.Br.	+	+			+	+		+		+	4
3	3	2	2	*Cypripedium calceolus* L.	+	+	+		+		+			+	3
3				*C. ventricosum* Sw.	+	+	+		+		+			+	3
2	3	2	2	*Epipogium aphyllum* Sw.	+	+			+		+			+	3
		3	2	*Listera cordata* (L.) R. Br.		+		+		+	+				3
3	2	2	3	*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter	+				+				+	+	3
				Dactylorchiza incarnata (L.) Soó	+	+	+			+	+				2
				D. fuchsii (Druce) Soó	+		+	+		+					2
				D. psychrophilla(Schlechter) Aver.				+			+				2
				D. cruenta (O.F.Mueller) Soó	+	+	+			+	+				2
				Lysiella oligantha (Turcz.) Nevski	+	+	+		+			+			2
				Malaxis monophyllos (L.) Sw.	+	+				+				+	2
		3	1	*Neottia camtschatea* (L.) Reich.fil.	+	+			+			+			2
				Dactylorchiza maculata (L.) Soó							+				1
3	1	3	2	*Orchis militaris* L.	+	+			+						1
		3	3	*Epipactis helleborine* (L.) Crantz.	+	+	+				+				1
			2	*Hammarbya palludosa* (L.) O. Kuntze		+		+							1
		3	1	*Listera ovata* (L.) R. Br.	+					+					1
		2	2	*Platanthera bifolia* (L.) Rich.	+	+	+				+				1
				Spiranthes sinensis (Pers.) Ames	+	+							+	+	1
			2	*Tulotis fuscescens* (L.) Czer.		+								+	1
	3			*Cypripedium shanxiense* S.C. Chen										?	0
				D. umbrosa (Kar. et. Kir.)											0
3			2	*D. longifolia* (L. Neum.) Aver.											0
				D. salina (Turcz.ex Lindl.) Soó											0
				D. kotschyi (Reichenb. fil.) Soó											0
			3	*Epipactis palustris* (L.) Crantz		+									0
	3			*Habenaria linearifolia* Maxim.											0
	2			*Listera pinetorum* Lindley											0
	3			*Platanthera freynii* Kraenzlin											0
				Platanthera hologlottis Maxim.											0
	3			*Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl.											0
2	3			*Ponerorchis pauciflora* (Lin.) Ohwi											0
9	13	12	16	41	23	25	14	9	15	15	18	10	3	15	

Примечания: * – новая редакция КК РФ (Перечень…, 2005); ** – виды расположены сверху вниз от наиболее защищенных к наименее защищенным; нац. парки: Т – Тункинский, П – Прибайкальский, З – Забайкальский; заповедники: В – Витимский, Бл – Байкало-Ленский, Бк – Байкальский, Бр – Баргузинский, Дж – Джергинский, Да – Даурский, С – Сохондинский; ЧЗ – число заповедников. Латинские названия видов даны по Флоре Сибири (2003).

Огромное значение в сохранении биоразнообразия и восстановлении популяций редких видов растений и поддержании целостности природных сообществ имеют ботанические заказники (БЗ), но, к, сожалению, до сих пор из 14 заказников на территории ИР нет ни одного ботанического. Для сохранения коренных фитоценозов и генофонда редких и исчезающих видов орхидных на основании многолетних популяционно-мониторинговых исследований мы предлагаем создать на территории ЦС (Быченко, 2007):

1) два ботанических заказника федерального значения: БЗ «Остров Березовый», площадью около 145 га в пойме реки Иркут (Шелеховский р-он, ИР), где сохранилось 11 видов орхидных, 6 из которых – в КК ИР, и БЗ «Тункинский», площадью около 200 га в предгорье Тункинских гольцов в окрестностях пос. Хойто-Гол (Тункинский р-он, РБ), где совместно произрастает 14 видов орхидей, 7 – в КК РБ. Для сохранения популяций редких видов орхидных на территориях предлагаемых заказников природы необходимо срочно ограничить следующие формы деятельности: вырубку древостоя, пожары, раннее сенокошение до созревания плодов, сбор декоративных цветов на букеты, выкопку растений для переноса их на приусадебные участки, посещение туристов; 2) 12 ботанических памятника природы с целью сохранения популяций редких видов орхидных (табл. 2).

Таблица 2

Перечень предлагаемых ботанических памятников природы на территории ЦС

Наименование памятника	Географическое положение	Краткая характеристика, основные достопримечательности
1. Популяция калипсо луковичной	Иркутский район ИР, окр. п. Пивовариха. Водораздел р. Ушаковки, сосново-разнотравный лес. Площадь местообитания – 0,8 га. Единственное местонахож-дение недалеко от крупного пром. центра – г. Иркутска	*Calypso bulbosa* – редкий декоративный вид, включен в региональные КК и РФ, сокращает численность популяций на большей части своего ареала. Численность, плотность, площадь описываемой популяции резко сокращается из-за рекреационной нагрузки. Вид уязвим.
2. Популяция лизиеллы малоцветковой и башмачка капельного	Ольхонский район ИР, о-в Ольхон, в 2-х км от бухты Песчаная, мыс Саса, сосново-лиственичный лес с хорошо развитым мохово-лишайниковым покровом	*Lysiella oligantha* – очень редкий вид с дизъюнктивным ареалом. Малочисленная популяция. Единственное местонахождение вида на о-ве Ольхон. *Cypripedium guttatum* включен в региональные КК
3. Популяция гнездоцветки клобучковой	Ольхонский район ИР о-в Ольхон, окрестности пос. Хужир, сосново-багульниково-разнотравный лес	*Neottianthe cucullata* – редкий вид, включен в региональные КК и РФ. Данное местообитание единственное местонахождение в окр. п. Хужир
4. Популяция борца Сукачева гнездоцветки глобучковой	Слюдянский район ИР, среднее течение р. Слюдянка Труднодоступные каменистые осыпи левобережного склона	Борец Сукачева – *Aconitum sukaczevii* Steinb.– эндем ограниченного участка юго-восточного побережья Байкала, реликт третичной широколиственной флоры.
5.Популяции башмачков	Слюдянский район ИР, село Шулуты, лев.берег р. Иркут,	Популяции 3-х видов *Cypripedium macranthon, C. calceolus* и *C. guttatum*
6. Пойменные луга долины реки Иркут	Тункинский район РБ, окр. с. Далахай, левобережье р. Иркут	Популяции 3-х видов редких видов орхидных: *Orchis militaris, Cypripedium macranthon, Dactylorchiza cruenta*
7. Лиственничник остепненный	Тункинский район РБ, окр. Зун-Мурино, правобережье р. Иркут	Популяции нескольких редких видов орхидных: *Cypripedium guttatum, Gymnadenia conopsea*
8. Сосняки рододендровые	Тункинский район РБ, курорт Аршан. Левый и правый берег р. Кынгарги, прирусловая часть	Популяции: *Neottianthe cucullata, Calypso bulbosa, Lysiella oligantha, Cypripedium calceolus, Epipactis helleborine, Gymnadenia conopsea*
9. Ельник зеленомошный, пос. Кырен	Тункинский район РБ окр. п. Кырен, устье р. Кырен – прав. притока р. Иркут	Популяции редких видов орхидных: *Epipogium aphyllum, Neottianthe cucullata*
10. Популяция тайника овального	Тункинский район РБ. Близ минеральных термальных источников Шумака	Популяция очень редкого вида орхидных *Listera ovata* (кат. 1). Неморальный реликт
11. Ельник зеленомошный, пос. Хойто-Гол	Тункинский район РБ окр. п. Хойто-Гол, лев. берег р. Ехэ-Ухгунь – левого притока р. Иркут	Популяции 5 видов орхидных: *Epipogium aphyllum, Neottianthe cucullata, Goodyera repens, Cypripedium guttatum, Lysiella oligantha*
12. Устье реки Белый Иркут	Тункинский район РБ, устье р. Белый Иркут, берущего начало в г. Мунку-Сардыка	Популяции 3-х очень редких видов орхидных – *Neottia camtschatea* (кат. 1), *Lysiella oligantha, Epipactis palustris*

Создание ботанических заказников и памятников природы позволит усилить режим охраны уникальных растительных сообществ, сохранить и восстановить численность популяций редких видов орхидных ЦС, включенных в КК региона и РФ.

Литература:

Бойков Т.Г. Уникальные объекты растительного мира Центральной Сибири: Разнообразие, пространственно-временное распределение, особенности и перспективы охраны. Новосибирск, 2005. 184 с.

Конспект флоры Сибири: сосудистые растения / Сост. Л.И. Малышев и др. Новосибирск, 2005. С. 255–259.

Красная книга Иркутской области: / Ред. А.М.Зарубина. Иркутск:, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения) / Ред.: А.П. Островский и др. Чита, 2002. 280 с.

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, утвержден 25.10.2005 г. приказом по МПР РФ № 289 и зарег. Министерством РФ 29.11.2005 г. (рег. № 7211).

Флора Сибири. *Araceae–Orhidaceae*. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 125–145; 2003. Т. 14. С. 35–37.

ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В КОМСОМОЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Ван В.М.

Комсомольск-на-Амуре, Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет»

В системе охраняемых природных территорий охрана растительного мира наиболее эффективно осуществляется заповедниками. Это обусловлено их особым статусом и режимом, полным запретом на территориях заповедников любой хозяйственной деятельности, не связанной с деятельностью самого заповедника. В этой связи важен показатель флористической репрезентативности заповедников. По данным С.Д. Шлотгауэр (2005), наибольшую репрезентативеость среди заповедников Хабаровского края имеют Большехехцирский (53%) и Буреинский (54%). Степень репрезентативности Комсомольского заповедника значительно ниже.

Первичная инвентаризация сосудистых растений в Комсомольском заповеднике в его современных границах была выполнена в 1980–1985 гг. Результаты ее отражены в ряде работ (Ван, 1982, 1984а, 1984б, 1988; Ван, Гапека, 1985 и др). Было учтено 635 видов, относящихся к 323 родам и 108 семействам (Ван, 1988). Дополнительные исследования позволили расширить этот список (Ван, 1993, 1997). В настоящее время, в связи с завершением выпуска сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», возникла необходимость ревизии имеющихся данных. С учетом всех изменений, дополнений и переопределений современный инвентарный список сосудистых растений, охраняемых на территории Комсомольского заповедника, включает 689 видов, что составляет 27,34% флоры Хабаровского края. Низкая флористическая репрезентативность Комсомольского заповедника связана с его малой (64413 га) площадью (Шлотгауэр, 2005) и относительной однородностью слагающих его территорию ландшафтов.

Особую роль Комсомольского заповедника в системе охраняемых территорий Хабаровского края определяет его положение (левобережье р. Амур в устье р. Горин) на северном пределе распространения кедрово-широколиственных лесов. Многие виды маньчжурского флористического комплекса находятся здесь на пределе распространения и нуждаются в особой охране (*Pyrus ussuriensis* Maxim., *Actinidia kolomikta* (Maxim) Maxim, *Chimahhila japonica* Miq. и др., всего 26 видов).

Чрезвычайную редкость представляют лесостепные виды, проникающие на территорию заповедника по береговым скалам и находящиеся здесь на западном пределе распространения (*Platycodon grandiflorus* (Jaq.) A. DC., *Thesium chinense* Turcz., *T. refractum* C.A. Mey. и др.). Эти виды мы рекомендовали как объекты, требующие особого внимания и охраны (Ван, 1993).

Среди видов сосудистых растений Комсомольского заповедника имеются виды, включенные в Красные книги разного уровня (Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988; Красная книга Хабаровского края, 1999). Современные данные по состоянию и охране редких видов сосудистых растений Хабаровского края обобщены в ряде работ дальневосточных ботаников (Шлотгауэр, 2000, 2005; Шлотгауэр и др., 2001; Шлотгауэр, Крюкова, 2003 и др.). С.Д. Шлотгауэр (2005) приводит список редких видов Хабаровского края (309 видов). На основе этих рекомендаций принято Постановление Правительства Хабаровского края от 27.10.2006 г. № 163-пр г. «Об утверждении перечней объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Хабаровского края». Утвержденный постановлением список сосудистых растений для второго издания Красной книги Хабаровского края содержит 267 видов (Постановление.., 2006), из которых 16 (6%) охраняется в Комсомольском заповеднике (табл.). Из них 4 (*Cypripedium calceolus* L., *Gastrodia elata Blume*, *Iris laevigata* Fisch. et Mey., *Pogonia japonica* Reichenb. fil.) включены в международную Красную книгу, 8 – в Красную книгу СССР (*Cypripedium calceolus*, *Gastrodia elata*, *Iris laevigata*, *Pogonia japonica*, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., *Trapa natans* L., *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Siedel). Из видов, влюченных в Красную книгу РСФСР в заповеднике охраняется 9.

По категориям редкости (Красная книга …, 1999), виды заповедника распределяются в следующим образом:

К первой категории (виды, находящиеся под угрозой исчезновения) относится 2 вида флоры Комсомольского заповедника (*Coleanthus subtilis* и *Epipogium aphyllum*) из 11 видов этой категории, выделенных в крае. Они отмечались в заповеднике единожды, каждый известен только из одного пункта. Угроза их исчезновения из состава флоры заповедника велика. Необходим целенаправленный поиск этих видов, выяснение состояния популяций.

Ко второй категории (уязвимые виды) относятся 5 видов (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Corydalis gorinensis* Van, *Lilium buschianum* Lodd., *Platanthera freynii* Kraenzl., *Platycodon grandiflorus*). Из видов этой категории под угрозой исчезновения из флоры заповедника находятся *Platycodon grandiflorus* и *Lilium buschianum*. *Platycodon* имеет очень узкую экологическую амплитуду, произрастая только по сухим береговым обрывам. После 1980 г. в заповеднике не встречался. Лилия Буша находится в Комсомольском заповеднике на крайнем восточном пределе распространения, так же был встречен однажды.

Третья категория (редкие виды) – самая многочисленная. К ней относятся 7 из 16 видов заповедника, включенных в «Постановление» (*Fritillaria maximowiczii* Freyn, *Paeonia obovata* Maxim., *Liparis japonica* (Miq.) Maxim. и др.) Угрозы их исчезновения нет, но по разным причинам, эти виды так же могут стать уязвимыми. *Fritillaria maximowiczii, Paeonia obovata, Lilium pensylvanicum, Gastrodia elata* страдают от неумеренных сборов населением, особенно вблизи населенных пунктов. *Cypripedium calceolus, Liparis japonica* и др. распространены рассеяно, встречаются редко, единично или небольшими группами. Представители семейства *Orchidaceae* не переносят малейшего нарушения мест обитания.

Сосудистые растения Комсомольского заповедника, рекомендованные для включения в Красную книгу Хабаровского края

№ п/п	Название вида	Категория редкости			
		В Красных книгах разного уровня		В «Постановлении», 2006	В рекомендациях С.Д. Шлотгауэр (2005)
		РСФСР, 1988	Хабаровского края, 1999		
1.	*Adonis amurensis* Regel et Radde	-	-	4	4
2.	*Calypso bulbosa* (L.) Oakes	3	3	2	2
3.	*Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel	1	2	1	2
4.	*Corydalis gorinensis* Van	-	3	2	3
5.	*Cypripedium calceolus* L.	3	3	3	2
6.	*Epipogium aphyllum* Sw.	4	3	1	2
7.	*Gastrodia elata* Blume	3	3	3	2
8.	*Fritillaria maximowiczii* Freyn	-	3	3	3
9.	*Iris laevigata* Fisch. et C. A. Mey.	-	-	4	4
10.	*Lilium buschianum* Lodd.	-	2	2	2
11.	*Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl.	-	-	-	4
12.	*Liparis japonica* (Miq.) Maxim.	-	-	3	3
13.	*Paeonia obovata* Maxim.	3	3	3	3
14.	*Platanthera freynii* Kraenzl.	-	2	2	3
15.	*Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl.	-	-	-	4
16.	*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.	-	3	2	3
17.	*Pogonia japonica* Reichenb.	3	3	3	3
18.	*Potamogeton octandrus* Poir.	-	-	-	4
19	*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl.	2	3	3	3
20	*Trapa natans* L. s. l.	2	2	-	-
20а	*Trapa maximowiczii* Korsh.			-	3
20б	*Trapa sibirica* Fler.			-	3
	Всего видов	9	14	16	21

Четвертая категория (виды с неопределенным статусом) представлена в Комсомольском заповеднике двумя видами (*Adonis amurensis* Regel et Radde, *Iris laevigata*). *Chrysocyathus* (Adonis) – весенний эфемероид, популяции которого уничтожаются населением сборами на букеты. *Iris laevigata* был включен в международную Красную книгу и Красную книгу СССР. На территории России этому виду реальной угрозы, видимо, пока нет. В Комсомольском заповеднике встречается в небольшом количестве, но регулярно.

Литература

Ван В.М. Сосудистые растения береговых скал низовьев реки Горин // Тезисы докладов VII сессии Дальневосточного регионального научного совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира». Петропавловск-Камчатский: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 22–23.

Ван В.М. Новый вид рода *Corydalis* (*Papaveraceae*) из Хабаровского края // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 4. С. 544–547.

Ван В.М. Флора береговых скал низовий реки Горин // Природоохранные комплексы Дальнего Востока: Типологические особенности и природоохранные режимы. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984б. С. 45–49.

Ван В.М., Гапека З.И. Новые и редкие виды сосудистых растений низовий реки Горин // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 30–35.

Ван В.М. Сосудистые растения Комсомольского государственного заповеднка (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Вып. XXXV. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 69–122.

Ван В.М. Особоохраняемые виды сосудистых растений Комсомольского заповедника // Бот. журн. 1993. № 2. С. 134–139.

Ван В.М. К флоре Комсомольского заповедника (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 113–118.

Красная книга СССР / Изд. 2, перераб. и доп. М.: Лесная промышленность, 1984. 480 с.

Красная книга РСФСР. Растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1999. 452 с.

Постановление Правительства Хабаровского края от 27.10.2006 г. № 163-пр г. «Об утверждении перечней объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Хабаровского края» // Тихоокеанская звезда. 02 ноября 2006 г.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л. – СПб: Наука, 1985–1996.

Флора Российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. 455 с.

Шлотгауэр С.Д. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 179. М., 2000. С. 33–37.

Шлотгауэр С.Д. Редкие и исчезающие виды сосудистых растений Хабаровского края // Комаровские чтения. Вып. 51. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 57–79.

Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток–Хабаровск: Изд-во ДВО РАН, 2001. 195 с.

Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 185. М., 2003. С. 70–74.

К ИЗУЧЕНИЮ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ УЯЗВИМОСТИ ВИДОВ КРАСНОЙ КНИГИ РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Владыкина Н.С., Казакова М.В.

Рязань, Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина

В Рязанской области к числу редких или сокращающих свою численность отнесено 290 видов сосудистых растений или 29% от общего состава аборигенной флоры. Редкие виды входят в состав различных эколого-ценотических групп, среди них преобладают лесные и степные растения (по 96 видов). В Красную книгу (2002) включено 168 видов. Из них 118 видов достигают в Рязанской области границы своего ареала. Одной из основных задач региональных Красных книг следует считать обеспечение сохранения видов именно в пограничных частях их ареала, поскольку внутри своего ареала многие из них характеризуются высокой активностью, а обеспечение охраны пограничных популяций важно для поддержания стабильности самой границы ареала (Казакова, 2005). Изучение эколого-биологических особенностей видов на границах их ареалов позволяет выяснить факторы, ограничивающие их дальнейшее распространение (факторы нестабильности) и более точно дать рекомендации к мерам охранного природопользования.

С 2003 г. начато подробное изучение видов Красной книги для уточнения факторов, определяющих их современное состояние в регионе. В их число включены травянистые растения разных жизненных форм из нескольких эколого-ценотических групп, часть которых находится в нашей области на границе ареала. На делянках агробиостанции РГУ создается коллекция редких видов растений.

Для выявления экологических факторов, лимитирующих распространение вида, мы использовали показатель экологической валентности (ЭВ) по каждому фактору (Налимова, 2003). ЭВ — это отношение диапазона экологического ареала вида по конкретному фактору к диапазону всей шкалы данного фактора. Стеновалентные виды занимают менее 1/3 шкалы экологического фактора (ЭВ<0,34), эвривалентные — более 2/3 шкалы (ЭВ>0,67), а мезовалентные виды находятся в промежуточном диапазоне. Экологические ареалы видов были определены Д.Н. Цыгановым (1976, 1983) на основании анализа их пределов распространения в составе естественных фитоценозов, при наличии конкурентных отношений. Стеновалентность вида по какому-либо фактору отражает его синэкологический (реальный) оптимум, хотя аутэкологический (потенциальный) оптимум может быть шире (Заугольнова, 1985). Например, в культуре виды нередко успешно развиваются в условиях, несвойственных их природным ценопопуляциям. Соответственно, уязвимость видов связана также с их конкурентоспособностью и фитоценотическими стратегиями. Д.Н. Цыганов рассматривает виолентность и эксплерентность вида как свойства, определяемые его биоморфой и присущие каждому виду в определенном соотношении. Патиентность определяется широтой экологической амплитуды вида (по каждому фактору), т.е. его экоморфой. Степени патиентности противоположна степень специализации вида. Для выявления причин уязвимости вида необходимо принимать во внимание как биоморфологические, так и его эколого-ценотические свойства.

Рассмотрим в качестве примера *Serratula coronata* L., северная граница основного ареала которой проходит по долине Оки. В Рязанской области несколько ее местонахождений приурочены к опушкам лесостепных дубрав, степным кустарникам, луговым степям, пойменным лугам. Самая крупная ценопопуляция обнаружена нами вдоль

южного берега оз. Велье в пойме Оки у д. Алеканово. Вид растет на отрезке около 2 км. На северном пределе восточноевропейской лесостепи серпуха редка и в ряде регионов занесена в Красную книгу. Этот евросибирский вид в зональном отношении характеризуется как лесостепной. Серпуха относится к короткокорневищным травянистым многолетникам. Основной способ размножения — семенной, однако мы наблюдали партикуляцию крупных генеративных особей, не имеющую отношения к этапу сенильной партикуляции.

Взрослые особи *S. coronata* проявляют виолентность. Они обладают достаточно высокой конкурентоспособностью и могут доминировать в фитоценозе, что наблюдается на некосимых участках пойменного луга. На 1 м^2 произрастает в среднем 1—2 крупные особи от 100 до 170 см высоты с диаметром группы побегов 30—50 см и более. В возрастном спектре заметно преобладают генеративные растения. Виолентность вида обеспечивается образованием мощного корневища до 17 см диаметром и до 6 см толщиной с множеством придаточных корней (до 230 и более). Виолентность проявляется в стабильных (оптимальных) экологических условиях, в которых виды обладают высокой конкурентной способностью. Необходимо выяснить экологический оптимум серпухи.

S. coronata стеновалентна по двум экологическим факторам: режиму освещенности (ЭВ=0,25 – от открытых до полуоткрытых пространств) и аридности — гумидности климата (ЭВ=0,28 — от мезоаридного до субгумидного). Амплитуда по режимам увлажнения почвы (ЭВ=0,36 – от среднестепного до сухолугового) также относительно узка и сдвинута в сторону режимов с невысокой влагообеспеченностью, хотя это не совсем согласуется с данными Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Наибольшая экологическая валентность проявляется по факторам кислотности почвы (ЭВ=0,67) и криоклиматического режима (ЭВ=0,64). Таким образом, *S. coronata* специализирована по факторам освещенности, аридности климата и увлажнения, которые в первую очередь определяют диапазон местообитаний, где вид проявляет свою виолентность. На северном пределе лесостепи благоприятное сочетание указанных факторов весьма ограничено. Помимо этого для широкого распространения вида имеются и ограничения биологического характера. *S. coronata* цветет и плодоносит во второй половине лета. В 2006–2007 гг. цветение начиналось 15–25 июля, массовое плодоношение – во второй декаде августа. Неблагоприятные погодные условия, то есть пониженная среднесуточная температура, высокое увлажнение в период цветения и плодоношения вызывают формирование щуплых семянок со слабой энергией прорастания и низкой полевой всхожестью (Мишуров, Портнягина, 1999). Наши наблюдения подтверждают этот вывод. В более сухое и жаркое лето 2007 г. в одной корзинке *S. coronata* в природной популяции созрело 50–82 полноценных семянки, а в более влажный по условиям лета и осени 2006 г. – 20–38 семянок.

В связи с семенным размножением и поздними сроками цветения для серпухи неблагоприятны режимы регулярного сенокошения и интенсивного выпаса. В то же время нами отмечено повторное цветение многих растений при ранних сроках скашивания. В 2007 г. растения, скошенные в середине июня в фазе бутонизации, повторно цвели до конца октября, в некоторых корзинках сформировались полноценные семена, чему благоприятствовали теплый и сухой август и начало осени. Семенная продуктивность была более низкой, чем у растений на нескошенных участках. Скошенные в конце июля и начале августа цветущие растения повторно генеративных побегов не образовали. Возможно, позднее цветение и плодоношение являются теми биологическими особенностями *S. coronata*, которые препятствуют её широкому распространению на севере лесостепи, где далеки от оптимума условия аридности климата. До наступления холодной дождливой погоды полноценные семена просто не успевают сформироваться в достаточном количестве. В условиях культуры серпуха плодоносит и формирует всхожие семена гораздо севернее — на юго-востоке Архангельской области, в Республике Коми (Мишуров, Портнягина, 1999; Тимофеев, 2001), а также в Западной Сибири (Харина, 1990). Однако возможности семенного возобновления в условиях культуры, в отсутствии конкуренции, гораздо шире, чем в естественных сообществах.

S. coronata как виолент проявляет высокую конкурентную способность в наиболее благоприятных условиях лесостепи, тогда как при отклонении от оптимума (например, при продвижении на север) более конкурентоспособными становятся луговые, лугово-болотные и лесные виды иной зональности. Серпуха обладает слабой степенью патиентности по режимам увлажнения и освещенности. В лесной зоне эти факторы для нее отклоняются в неблагоприятную сторону в наибольшей степени. Серпуха чувствительна к застою воды в почве, при интродукции этого лекарственного вида в Архангельской области отмечена гибель растений на участках с застоем воды более 10 дней. Однако к затоплению весенними паводками *S. coronata* относительно устойчива вследствие поздних сроков начала вегетации (Тимофеев, 2005), что делает возможным ее произрастание на пойменных лугах. Тем не менее, большинство мест произрастания серпухи в пойме Оки в Рязанской области тяготеет к относительно высоким бровкам пойменных озер. По шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) умеренное обилие вида (проект. покр. 0,3–2,5%) отмечается в условиях, соответствующих хорошо дренированным местообитаниям лесной зоны, то есть на равнинных и повышенных частях пойм, а южнее эти условия характерны для западин, лиманов, долин рек. При отклонении от этих параметров обилие вида резко падает. В агроценозах отмечена гибель части растений как на микропонижениях с избыточным увлажнением, так и на участках с дефицитом влаги (Тимофеев, 2001). Вероятно, именно молодые растения особенно уязвимы при отклонении условий увлажнения в обе стороны от мезофитных. Серпуха требовательна к почвенным условиям, наиболее успешно развивается на богатых почвах. В Архангельской области оптимальные результаты получены при выращивании *S. coronata* на осушенных торфяно-болотных и суглинистых почвах, а наименее успешные опыты — на песчаных почвах (Тимофеев, 2005).

Для вида характерна низкая степень эксплерентности, что не позволяет ему активно осваивать («захватывать») новую территорию. Особенно уязвимы растения в прегенеративный период. Проростки, ювенильные и имматурные особи обладают низкой конкурентоспособностью, что подтверждается и нашими наблюдениями в условиях культуры. Проростки, появившиеся под пологом крупных растений, были угнетены, развивались медленно (к концу вегетации 1 года жизни оставались в ювенильном возрастном состоянии), часть их гибла на ранней стадии. Устойчивость ювенильных растений к воздействию неблагоприятных факторов обратно пропорциональна ценотической роли вида (Зарубин, 1988). Эта закономерность, по-видимому, проявляется и в отношении *S. coronata*. Поэтому в лесной зоне комплекс неблагоприятных климатических и почвенных условий может не только препятствовать нормальному развитию и плодоношению серпухи, но прежде всего сдерживать её внедрение в естественные сообщества.

В Московской, Рязанской, Владимирской областях долина Оки является границей между подтаежнолесной и широколиственнолесной природными зонами. К характерным условиям Мещеры, или Окско-Клязьминского междуречья, препятствующим распространению вида на север относятся следующие: широкое распространение болот и избыточное застойное увлажнение почвы, преобладание бедных подзолистых, дерново-подзолистых почв легкого механического состава, избыточное количество осадков в период цветения и формирования семян. Очевидно, на распространении серпухи в долине Оки отрицательно сказалось и интенсивное использование лугов как сенокосных и пастбищных угодий.

Редкость *S. coronata* в северной части лесостепи понятна с позиций рассмотрения смены общих физико-географических закономерностей. Снижение активности видов близ границ их ареалов связано с преобладанием здесь менее благоприятных экологических и фитоценотических условий по сравнению с центральными частями ареала. Однако в тех местообитаниях, где тем или иным способом поддерживается оптимальное сочетание различных абиотических и антропогенных факторов, вид проявляет свою виолентность и занимает ведущие позиции в фитоценозах. Это мы и наблюдаем в нескольких пунктах Рязанской области. Нерегулярное выборочное сенокошение в высокой центральной пойме Оки вдоль оз. Велье, другое антропогенное воздействие поддерживают оптимальные условия освещенности, периодически создавая участки открытого грунта или разреженного травостоя, способствующие прохождению критических (наиболее уязвимых) прегенеративных стадий онтогенеза. Это подтверждается и нашими наблюдениями в лесостепной южной части Рязанской области, где вид отмечается по опушкам разреженных байрачных лесов, в местах нерегулярного сенокошения, прохождения весенних палов, образования многочисленных гнезд земляных муравьев, что поддерживает условия, способствующие как внедрению молодых особей в сообщество, так и формированию устойчивой ценопопуляции в целом. Однако условия, благоприятные для развития крупных ценопопуляций в области, отмечены только в двух пунктах — вдоль оз. Велье и у д. Завидовка в долине р. Проня Михайловского района по опушке дубравы на высоком левом коренном берегу реки.

Изучение *S. coronata* подтверждает правильность основных рекомендаций, данных в Красной книге Рязанской области по сохранению вида в регионе. Среди них указано исключение регулярного выпаса и сенокошения. В настоящее время можно скорректировать эти рекомендации следующим образом: поддержание в местах произрастания вида условий, соответствующих оптимальным режимам освещенности — от открытых до полуоткрытых пространств, аридности — гумидности климата (микроклимата) — от мезоаридного до субгумидного, а также увлажнения почвы — от среднестепного до сухолугового. Продолжение исследований позволит еще более конкретизировать и уточнить рекомендации по сохранению вида.

Литература

Зарубин С.И. К анализу устойчивости и ценотической роли доминантов травянистых сообществ // Растительный покров антропогенных местообитаний. М., 1988. С. 166—176.

Заугольнова Л.Б. Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 444—452.

Казакова М.В. Природная флора Рязанской области как основа для разработки мер по сохранению биоразнообразия региона.. Дис… докт. биол. наук. М., 2005. 447 с.

Красная книга Рязанской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды грибов и растений / Сост. и отв. ред. М.В. Казакова. Рязань, 2002. 264 с.

Мишуров В.П., Портнягина Н.В. Лекарственные растения // Агробиологические ресурсы республики Коми и их рациональное использование. Сыктывкар, 1999. С. 167—170.

Налимова Н.В. Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений государственного природного заповедника «Присурский». Дис…канд. биол. Йошкар-Ола, 2003. 337 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Тимофеев Н.П. Жизнедеятельность экдистероидсодержащих растений *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* в условиях искусственного ценоза // Международная конференция «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке». Сыктывкар, 2001. С. 340—342.

Тимофеев Н.П. Возраст и динамика плотности агропопуляций *Rhaponticum carthamoides* и *Serratula coronata* (Asteraceae) на Европейском Севере // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 3. С. 12.

Цыганов Д.Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.
Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ, ПОДЛЕЖАЩИХ ОХРАНЕ, НА ОСНОВЕ ХАРАКТЕРИСТИК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Гафурова М.М.

Чебоксары, Управление Федеральной службы по надзору в сфере природопользования (Росприроднадзора) по Чувашской Республике

Наиболее эффективной формой охраны растительного мира, обеспечения устойчивого и эффективного функционирования ландшафта является система особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Общие принципы отбора участков для территориальной охраны приведены в международных документах: Конвенция об охране всемирного и культурного наследия, 1972, Конвенция об охране дикой фауны и флоры и природных сред обитания в Европе, 1979 и др. (Применение международных…, http). Приоритетной категорией международных принципов и критериев для выявления и охраны ценных природных территорий являются угрожаемые и исчезающие, «ключевые виды», а также виды, чувствительные к изменениям окружающей среды (например, эндемики) редкие виды и виды, связанные с местообитаниями, площадь которых быстро уменьшается из-за изменений в землепользовании (Рабочая группа…, 2000).

Ценность природных территорий во многом определяется состоянием флоры и растительности – двух самостоятельных систем, существующих в неразрывном единстве. Флористический и фитоценотический аспекты отражают качественные и количественные характеристики природных сообществ (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1987).

Существует проблема адекватного количественного выражения степени ценности экосистемы и всей территории с учетом ее уникальности, редкости, с одной стороны, и репрезентативности с другой. Эталонную ценность природных участков, выбираемых для заповедания, определяют также степень сохранности, угроза утраты, биоразнообразие, продуктивность биоценозов и экосистем (Второв, 1975; Второв, Второва, 1983; Кулешова, 1987). Для выделения ценных территорий используются различные критерии (Рябинина, 1993; Андреев, 2002 и др.). Некоторые попытки оценки природных территорий предпринимались и ранее, в основном по представленности редких видов биоты (Научные исследования …, 1999).

Одной из важнейших характеристик биоразнообразия является видовое богатство флоры. Максимум видового разнообразия наблюдается при средней степени нарушенности. Видовое разнообразие связано с продуктивностью и стабильностью экосистемы. Поэтому наибольшей экологической ценностью обладают значительные по площади природные территории, выполняющие стабилизирующую роль в экосистеме.

С увеличением нарушенности ландшафтов экологическая ценность (редкость, уникальность) сохранившихся участков повышается. Устойчивость природных комплексов возрастает с увеличением их площади, а, приближаясь к исходной (зональной), становится оптимальной.

Исходя из противоречивости экологической оценки природной территории, ценность которой возрастает по мере исчезновения соответствующих типов ландшафтов, одновременно с понижением его устойчивости, все территории (фитоценоны) условно можно поделить на две группы: редкие или уникальные, отличающиеся наличием редких и исчезающих видов и их сочетанием, наибольшей уязвимостью и требующие немедленных охранных мер, и типичные, как наиболее устойчивые и обеспечивающие устойчивость ландшафтов. Флористические и фитоценотические критерии ценности территорий можно распределить по трем уровням, каждый из которых является значимым: I – для поддержания стабильности и устойчивости ландшафтов, II – фитоценозов, III – популяций.

При определении уровней экологических нарушений наибольшее значение имеют ботанические критерии, поскольку они не только чувствительны к нарушениям окружающей среды, но и наиболее физиономичны: уменьшение биоразнообразия, площади коренных ассоциаций, лесистости, повреждение растительности и т. д. В основу выделения уровней природно-антропогенных экологических нарушений положено ранжирование нарушений экосистем по глубине и необратимости: состояния нормы, риска, кризиса и бедствия (Управление природоохранной..., 1996). Можно выделить переходные состояния экосистем, как рисково-кризисные, кризисно-бедственные и т. д. Коэффициент экологической уязвимости территории (Кэу,j), необходимый для ее оценки, определяется исходя из относительной площади коренных (квазикоренных) ассоциаций и плотности населения (Управление природоохранной..., 1996), в баллах. Простейшим показателем относительной площади сохранившихся коренных (квазикоренных) ассоциаций является процент лесистости территории, а для степных районов – нераспаханных земель.

Оценка редкости (уникальности) территории складывается из суммы показателей редкости всех видов природной флоры, умноженной на экспертные значения коэффициентов редкости (уникальности) ландшафтов, фитоценозов (редкие, интразональные, заслуживающие охраны по ботанико-географическим признакам, сокращающиеся) и популяций редких видов, по 10-балльной шкале.

Оценка типичности производится на ландшафтном и фитоценотическом уровнях, где наибольшей ценностью обладают зональные экосистемы (фитоценозы) с сокращающимся ареалом. Для оценки территорий, представляющих типичные фитоценозы и определяющих устойчивость ландшафтов к антропогенному воздействию, кроме ландшафтного, фито- и флористического разнообразия, степени сохранности, площади территории, репрезентативности по отношению к охраняемому типу ландшафта, важными показателями являются биологическая продуктивность, продукция кислорода, стадия сукцессии и т. д., которые здесь не рассматриваются. Каждая из градаций может быть более подробно разбита на разные подуровни. При выделении ООПТ местного значения необходимо также учитывать и районный уровень (ступени) градации.

Показатель ценности j-ой территории (Cj) в баллах, вычисляется нами (Гафурова, 2003) по формуле:

$$C_j = (C_{фл,j} + C_{фц,j}) \times K_{c,j} \times K_{эу,j},$$

где Сфл,j – показатель флористической ценности;

Сфц,j – показатель фитоценотической ценности;

Kc,j – коэффициент, показывающий степень сохранности фитоценона, от 0 до 1;

Кэу,j – коэффициент экологической уязвимости;

$$C_{фл,j} = \sum_{i=1}^{n} \left(R_{i,o} \times A^{*}_{i,j} \right),$$

где Ri,o – показатель редкости i-го вида (для аборигенной флоры), обратно пропорциональный встречаемости;

A*i,j – территориальная активность редкого вида (Юрцев, 1968, 1987; Малышев, 1973; Кученева, 1987; Лякавичюс, 1987);

n – количество видов.

$$C_{фц,j} = R_j \times \frac{\sum_{f=1}^{h} S_{f,j}}{S_{f,o}} \times \frac{Y^{**}_j}{Y^{**}_{ср}}, \quad \text{где} \quad R_j = R_{л,j} \times R_{фц,j} \times R_{pop,j},$$

Rj – редкость (уникальность) территории;

Rл,j; Rфц,j; Rpop,j – редкость ландшафта; фитоценозов; популяции j-ой территории;

Sf,j – площадь f-го типа фитоценоза; Sf,o – общая площадь f-го типа фитоценозов;

h – количество фитоценозов на j-ой территории;

Y**j – возраст фитоценозов (лесов); Y**ср – средний возраст аналогичных фитоценозов.

В Чувашской Республике определена экологическая ценность всех исследуемых подлежащих охране природных территорий, с учетом флористических, фитоценотических и ландшафтных критериев, коэффициента нарушенности и степени уязвимости и т. д. В результате природные территории распределены на 6 классов экологической ценности. К наиболее ценным отнесены крупные ООПТ (заповедник и национальный парк), в расчете оценки которых, наряду с другими показателями, участвуют ландшафтные коэффициенты. Из небольших ООПТ наиболее высоко оцениваются 10 ООПТ, являющихся местообитаниями видов, занесенных в Красную книгу России, Красную книгу Чувашской Республики, с высоким уровнем флористического богатства и территориальной активностью редких видов. Это государственные природные заказники «Водолеевский» (венерины башмачки настоящий и крупноцветковый, ятрышник шлемоносный, дремлик темно-красный, хвощ камышковый, голокучник Роберта и др.), «Ковыльная степь» (ковыль перистый), памятник природы «Группа озер Старая Старица» (рогульник плавающий) и др. Экологическую ценность этих ООПТ повышает также коэффициент уязвимости (Гафурова, 2003).

Такая формализованная оценка соответствует интуитивному представлению о значимости природных территорий для сохранения флоры и растительности и позволяет ранжировать территории по их месту в сети ООПТ.

Литерартура

Андреев А.А. Критерии выделения ценных местообитаний и их ранжирования // Степной бюл. Зима, 2002. № 11. С. 8–11.

Второв П.П. О принципах оценки территорий как эталонных участков биосферы // Науч. основы охраны природы: Сб. науч. тр. ЦЛОП МСХ СССР. М., 1975. Вып. 3. С. 45–56.

Второв П.П., Второва В.Н. Эталоны природы (Проблемы выбора и охраны). М.: Мысль, 1983. 205 с.

Гафурова М.М. Оптимизация сети особо охраняемых природных территорий Чувашской Республики на основе выявления разнообразия сосудистых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2003. 19 с.

Гафурова М.М. Оптимизация сети особо охраняемых природных территорий Чувашской Республики на основе выявления разнообразия сосудистых растений: Дис…. канд. биол. наук. Тольятти, 2003. 502 с.

Кулешова Л.В. Критерии оценки вторичных сообществ в заповедниках // Актуальные проблемы заповедного дела. М., 1987. С. 51–56.

Кученева А.Е. К методике оценки встречаемости и численности растений в конкретных флорах // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике / Отв. ред. Б.А. Юрцев (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 189–195.

Лякавичюс А.А. Развитие флористических исследований в Литве // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике / Отв. ред. Б.А. Юрцев (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 200–203.

Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.

Научные исследования и состояние природных комплексов заповедников и национальных парков Ассоциации «Средняя Волга» (1995–1996 гг.). Н. Новгород, 1999. 144 с.

Применение международных принципов и критериев для выявления и охраны ценных природных территорий / http://www.biodiversity.ru/programs/econet/docs/info5 /main.html

Рабочая группа по Экологической сети Северной Евразии (РГ ЭССЕ). Информационные материалы по экологическим сетям. М., ЦОДП, 2000. Вып. 5. 36 с.

Рябинина З.Н. Эталоны степной растительности в заповедниках и в условиях антропогенного воздействия // Теоретические и практические вопросы ландшафтной экологии и заповедного дела: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. С. 19–27.

Управление природоохранной деятельностью в Российской Федерации: Уч. пособ. / Под ред. Ю.Б. Осипова, Е.М. Львовой. М.: Варяг, 1996. С. 91–117.

Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П. Системный подход к изучению флоры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983) / Отв. ред. Б.А. Юрцев. Л.: Наука, 1987. С. 30–46.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с.

Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983) / Отв. ред. Б.А. Юрцев. Л.: Наука, 1987. С. 189–195.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Глазунов В.А.

Тюмень, Институт проблем освоения Севера СО РАН

Большая часть территории лесной зоны Западной Сибири административно относится к Ханты-Мансийскому автономному округу (ХМАО) – Югре и Тюменской области и в последние десятилетия является районом интенсивной нефтедобычи: наиболее активно разрабатываются месторождения в Среднем Приобье, бассейне р. Большой Салым, в верхнем течении р. Демьянки реализуется «Уватский проект».

Первые сведения о флоре и растительности таежной зоны Западной Сибири относятся к середине XIX века. До начала прошлого столетия редкие и нерегулярные научные исследования имели здесь локальный, рекогносцировочный характер. В начале века территория достаточно активно посещалась специалистами, среди которых имена А.А. Дунина-Горкавича, Б.Н. Городкова, П.Н. Крылова. Накопленные к тому времени сведения легли в основу уникального издания – «Флора Западной Сибири» и до настоящего времени не потеряли своей актуальности. Позднее здесь работали такие известные ученые как В.Б. Сочава, К.И. Игошина, М.М. Ильин, П.Л. Горчаковский, Э.Е. Роднянская, В.Б. Куваев, К.В. Горновский, Е.В. Дорогостайская и ряд других.

Новый этап исследований растительного покрова западно-сибирской тайги, имеющий, прежде всего, прикладной характер, связан с началом освоения ресурсов углеводородного сырья. Значительный вклад в изучение флоры и растительности территории внесли работы специалистов академических институтов – Института экологии растений и животных, Центрального Сибирского ботанического сада, Института географии Сибири и Дальнего Востока, а также Московского и Томского государственных университетов.

Организация государственных заповедников «Малая Сосьва» (1976 г.) и «Юганский» (1982 г.) положили начало многолетним и детальным флористическим исследованиям на охраняемых и сопредельных с ними территориях. Это направление развивалось и в 1990-е гг. при создании природных парков «Нумто», «Кондинские озера», «Сибирские Увалы». В этот же период флора и растительность подтайги (федеральный заказник «Тюменский») изучалась специалистами Института проблем освоения Севера (ИПОС). На территории Среднего Приобья работали Ю.В. Титов, Г.С. Таран, В.Н. Тюрин и другие.

Впервые сведения о редких и исчезающих видах растений для территории ХМАО – Югры были обобщены А.Л. Васиной. Своеобразным итогом многолетних исследований и обработки накопленного обширного материала стала подготовка и издание региональных Красных книг.

Первое издание Красной книги ХМАО (2003) включает сведения о 140 видах растений, нуждающихся в организации специальных мер охраны. Помимо этого, Красная книга содержит информацию о 45 видах, состояние которых в природной среде требует особого внимания (приложение).

В основной список Красной книги Тюменской области (2004) включено 195 видов сосудистых растений. В дополнительный список редких и уязвимых видов, нуждающихся на территории области в постоянном контроле и дополнительном изучении, помещено 58 видов.

Изданы Красные книги и для сопредельных регионов, территория которых частично или полностью также относится к лесной зоне – Ямало-Ненецкого автономного округа (1997), Омской области (2005), Томской области (2002).

Вместе с тем, территория таежной зоны Западной Сибири остается достаточно слабо изученной в отношении биологического разнообразия и промышленное освоение часто опережает проведение научных исследований. В региональных Красных книгах практически отсутствуют сведения о распространении редких видов растений видов в восточной части Уватского района, по правобережью Нижнего Иртыша.

Одной из задач ведения Красных книг является организация научных исследований по сбору информации об объектах, занесенных в Красную книгу и объектах, которые не представлены там, но могут быть отнесены к редким или исчезающим. Необходимость постоянного контроля за состоянием редких видов на территории лесной зоны Западной Сибири определяется, прежде всего, интенсивным техногенным воздействием нефтегазодобывающего комплекса на растительные сообщества.

С 2005 г. по заказу Департамента охраны окружающей среды и экологической безопасности ХМАО – Югры проводятся работы по ведению Красной книги округа, в которых принимают участие специалисты заповедников «Юганский» и «Малая Сосьва», ИПОС, ЦСБС, Сургутского госуниверситета.

За время исследований, проведенных после выхода Красных книг, был сделан целый ряд интересных флористических находок: подтверждены существующие и отмечены новые местонахождения для нескольких десятков краснокнижных видов, в т.ч. встречающихся единично.

Так, *Lycopodiella inundata* (L.) Holub отмечена нами в Нефтеюганском р-не у разъезда Кинтус, в южной части ХМАО – Югры, на границе с административным югом Тюменской области. Ранее вид указывался только для верховий рек Казым и Надым в районе оз. Нумто (Белоярский р-н, у северной границы округа) и окрестностей пос. Светлый Березовского р-на (Красная книга ..., 2003; Красная книга ... 2004).

Dryopteris filix-mas (L.) Schott обнаружен в Октябрьском р-не, на правом берегу р. Обь выше пос. Леуши. Ранее, впервые для округа, был отмечен нами на территории Белоярского р-на по р. Обь выше пос. Тугияны (Глазунов, Валеева, 2001; Красная книга.., 2003). Еще одно местонахождение приводится для Березовского р-на (Красная книга.., 2004).

Для ряда видов, занесенных в основные списки и приложения Красных книг, необходимы уточнение ареала и состояния популяций. *Dactylorhiza hebridensis* (Willmott) Aver. – самый распространенный на территории вид пальчатокоренника, встречающийся на болотах низинного и переходного типов с богатым минеральным питанием, нуждается в изучении систематической обособленности от близкого вида – *D. fuchsii* (Druce) Soó. Отмечена также тенденция к заселению видом нарушенных местообитаний: береговые склоны, овраги, отсыпки и т.д., где он может развиваться массово.

Astragalus testiculatus Pall. – степной евразиатский вид. Внесен в Красную книгу Тюменской области (2004). Отмечены единичные местонахождения в лесостепной зоне. Были обнаружены цветущие экземпляры на отсыпке моста через протоку в среднем течении Оби, удаленные от ближайших местонахождений в лесостепи более чем на 600 км. Вероятно, занесен вместе с привозным щебнем, но на прогреваемом склоне и в отсутствии конкуренции зимой не вымерзает.

При обследовании нефтяных месторождений в Уватском р-не отмечено, что *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, занесенный в основной список Красной книги Тюменской области (2004) и приложение к Красной книге ХМАО (2003), массово развивается в мочажинах грядово-мочажинных болот, отмечен на зарастающих колеях от проезда тяжелого гусеничного транспорта и в организации специальных мер охраны на данной территории не нуждается.

При составлении региональных Красных книг до настоящего времени традиционно используется система категорий, принятых в Красной книге Международного союза природы (IUCN Plant Red Data Book, 1978): 0 (Ex – Extinct) – по видимому, исчезнувшие в природе таксоны; 1 (E – Endangered) – таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения, сохранение которых маловероятно, если факторы, вызвавшие сокращение их численности будут продолжать действовать. Сюда относятся таксоны, численность которых уменьшилась до критического уровня или число местонахождений которых сильно сократилось; 2 (V – Vulnerable) – уязвимые (или сокращающиеся в численности) таксоны, численность особей всех или большей части популяций которых уменьшается вследствие изменений среды; 3 (R – Rare) – редкие таксоны, представленные небольшими популяциями, как правило, распро-

страненные на ограниченной территории или имеющие узкую экологическую амплитуду, либо распространенные прерывисто; 4 (I – Indeterminated) – таксоны с неопределенным статусом, которые, очевидно, относятся к одной из предыдущих категорий, но нет достаточных сведений об их состоянии в настоящее время.

Как правило, авторы региональных Красных книг и перечней редких видов сталкиваются с проблемой отнесения редких таксонов к той или иной категории. При этом выбор статуса становится весьма субъективным и больше основанным на особенностях распространения, экологии и биологии вида, а также на характере реакции его на негативное изменение условий окружающей среды.

Перспективным является применение более современной системы категорий, основанной на количественном учете особей и соотнесении его с пространственными и временными характеристиками, а именно на тенденции к сокращению ареала и количестве сохранившихся особей (IUCN Red List Categories, 1994).

Основное отличие данной системы – отсутствие отдельной категории редких видов, которые могут быть отнесены к различным категориям, так как испытывают неодинаковую опасность исчезновения. Кроме этого, редкие виды, в силу специфики местообитаний, могут не иметь тенденции к сокращению численности и не являться исчезающими (категории «редкие» и «исчезающие» в отечественной литературе часто используются как синонимы, хотя таковыми не являются).

Категории угрожаемых видов: Cr – Critically endangered (критически исчезающие), En – Endangered (исчезающие) и Vu – Vulnerable (уязвимые), по смыслу близки между собой и различия между ними имеют только количественный характер.

Введение категории LR – таксоны с пониженным риском и подразделение ее на три градации, позволяет отнести к ней виды, вызывавшие ранее дискуссии специалистов по поводу включения или не включения их в Красные книги.

Литература

Глазунов В.А., Валеева Э.И. Новые местонахождения *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) в Тюменской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 125–126.

Красная книга Омской области / Отв. ред. Г.Н. Сидоров, В.Н. Русаков. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2005. 460 с.

Красная книга Томской области / Отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2002. 402 с.

Красная книга Тюменской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 496 с.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы / Ред.-сост. А.М. Васин. Екатеринбург: Пакрус, 2003. 376 с.

Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа. Животные, растения, грибы. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1997. 240 с.

IUCN Red List Categories. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. As appoved by the 40th Meeting of the IUCN Council, Gland, Switzerland, 30 November 1994. 1994. Published by IUCN, Gland, Switzerland. P. 1–21.

IUCN Plant Red Data Book. Comp. by G. Lucas and H. Synge at the Royal Bot. Gard. Kew, publ. by IUCN, Morges, Switzerland, 1978.

БОТАНИЧЕСКИЕ САДЫ РОССИИ И РЕИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ

Горбунов Ю.Н.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Угроза исчезновения растений дикой флоры и их местообитаний стремительно возрастает по всему миру. Известно, что сохранение местообитаний и отдельных видов in situ является предпочтительным по отношению к сохранению видов ex situ. Однако масштабы разрушения природных сообществ во многих регионах часто не оставляют возможностей для сохранения растений в естественных условиях. В связи с этим реинтродукцию отдельных видов растений на сохранившиеся природные территории, а в будущем и восстановление и реконструкцию целых сообществ, следует рассматривать в качестве перспективных мер по спасению растений, находящихся под угрозой исчезновения. Среди ботаников весьма часто встречается неоднозначное отношение к самой концепции реинтродукции, хотя зоологи, опираясь на нее, достигли хороших результатов в сохранении ряда видов птиц и крупных млекопитающих.

Реинтродукция, как способ восстановления популяций редких видов растений и растительных сообществ или повышения уровня их жизнеспособности, является сложным мероприятием. Она включает долгосрочные, дорогостоящие и требующие значительных временных затрат работы, которые, к тому же, далеко не всегда могут оказаться успешными. Поэтому реинтродукцию следует рассматривать в качестве крайней меры, когда все возможные способы сохранения и восстановления популяций in situ оказались неэффективными (Valee et al., 2004).

В бывшем СССР и в нынешней России накоплен обширнейшей материал по реинтродукции растений. Имеется богатейший опыт лесников по искусственному воспроизводству и перемещению популяций ценных пород. Множество работ было проведено в нашей стране по созданию и восстановлению запасов плодовых, ягодных, кормовых, лекарственных растений. Публикаций результатов таких работ очень много в журнале «Лесное хозяйство» (1960–1980 гг.), в сборниках конференций по изучению, охране и восстановлению растительного покрова.

Накоплен значительный опыт и по реинтродукции редких и исчезающих растений. Многолетние экспериментальные работы по созданию искусственных популяций в тех местах, где они когда-то были, проводились в Московской области Г.П. Рысиной в 70–80 годах прошлого века по *Hepatica nobilis* Mill., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Pulmonaria angustifolia* L. (Рысина, 1984). Имеется много публикаций по созданию искусственных самовозобновляющихся популяций на особо охраняемых природных территориях, на участках природных биотопов в ботанических садах. (Тихонова, Беловодова, 2002).

В.Л. Тихоновой с учениками (ГБС РАН) с 1982 г. по специально разработанной методике проводились работы по изучению, размножению, созданию искусственных популяций 32 охраняемых видов в лесопарках Москвы и Подмосковья. Было создано свыше 160 искусственных популяций *Trollius europaeus* L., *Iris pseudacorus* L., *Dianthus fischeri* Spreng*., D. superbus* L., *Campanula persicifolia* L., *C. latifolia* L., *C. trachelium* L. и др. До последнего времени сохранились и развивались 150 популяций (Тихонова и др., 2000; Тихонова, Беловодова, 2002).

Конвенцией о биологическом разнообразии в части сохранения генетических ресурсов растений отводится значительное место ботаническим садам (Конвенция…, 1995). Еще более возросла роль ботанических садов в сохранении растительного мира после принятия в 2002 г. на VI Конференции Участников КБР Глобальной стратегии сохранения растений (ГССР) (2002). Наиболее важной частью ГССР является формулировка конкретных целей, рассчитанных на выполнение к 2010 году. Главной целевой задачей ГССР для ботанических садов является цель 8, которая состоит в том, что 60% исчезающих видов растений должны быть представлены в общедоступных коллекциях ex situ, предпочтительно в стране их происхождения, при этом 10% из них должны быть включены в программы по реинтродукции и восстановлению природных популяций.

По нашим данным, в коллекциях российских интродукционных центров выращивается 54% видов Красной книги РФ. Таким образом, ботанические сады России уже сегодня близки к достижению цели ГССР по сохранению видов ex situ в национальном масштабе. (Растения Красной…, 2005; Горбунов, Орленко, 2005). Что касается видов, включенных в программы по реинтродукции, до последнего времени мы не располагали никакой информацией по этому вопросу.

Комиссией по редким видам Совета ботанических садов России совместно с Российским отделением Международного совета ботанических садов по охране растений (BGCI) в 2007 г. было проведено анкетирование по вопросам проведения работ по реинтродукции растений в ботанических садах. Подробная информация была получена от 15 интродукционных учреждений. Приведем некоторые примеры.

В Ботаническом саду Уфимского НЦ РАН работа по созданию реитродукционных популяций проводится с 9 видами, в том числе с двумя видами Красной книги РФ (*Paeonia hybrida* Pall. и *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm), остальные 7 видов – из региональной Красной книги. Хорошие результаты были получены при реинтродукции *Rhodiola iremelica* Boriss., созданы устойчивые популяции. Обнадеживающие результаты отмечаются также при работе с *Allium hymenorhizum* Ledeb.

В Ставропольском НИИСХ применяется метод создания агростепей, разработанный Д.С. Дзыбовым (2005). Это ускоренный метод накопления генофонда природной степной флоры ex situ, который позволяет также моделировать ценотические условия, необходимые для стабильного существования реинтродуцированных популяций редких и исчезающих степных видов. Суть метода состоит в посеве на черный пар многовидовой смеси семян, собранных в природных эталонных фитоценозах. Работа проводилась на экспериментальном полигоне СНИИСХ, где создано восстановленное сообщество площадью 10,4 га с участием редких растений. В этом сообществе сохраняется 4 вида Красной книги РФ (*Iris notha* Bieb., *Orchis tridentata* Scop., *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Paeonia tenuifolia* L.) и 5 видов Красной книги Ставропольского края. Большинство видов устойчивы в данном сообществе, характеризуются семенным возобновлением. С использованием аналогичной методики проводятся работы в Ботаническом саду ЮФУ с 7 видами растений Красной книги Ростовской области. У всех 7 видов наблюдается устойчивое семенное возобновление в течение 5–20 лет.

В Ботаническом саду-институте ДВО РАН с 1992 г. проводится работа по реинтродукции находящегося под угрозой исчезновения *Aristolochia manshuriensis* Kom. Популяции были заложены на трех выбранных участках, из них к 2007 г. сохранилась лишь одна популяция.

Ботаническим садом Иркутского ГУ в 2001–2003 гг. создано несколько реинтродукционных популяций *Allium altaicum* Pall. площадью от 50 до 150 м^2. Популяции заложены на территории двух ООПТ, созданные популяции устойчивы, наблюдается самосев и расширение площади.

По итогам проведенного анкетирования был составлен список видов, с которыми в ботанических садах проводилась работа по реинтродукции в последние годы. Этот список включает 85 видов, из которых лишь 20 – из Красной книги РФ. Остальные виды относятся к региональному уровню охраны или вовсе не являются редкими. Некоторые работы по переносу в естественные условия предварительно размноженного в ботанических садах материала различных видов дикорастущих растений носят характер стихийного и мало продуманного процесса, не имеющего шансов на успех.

Ряд ботанических садов планирует в ближайшие годы приступить к реинтродукции редких видов растений. Однако в этой области существует немало проблем. Первая из них – это отсутствие общей методики по проведению таких работ. Многочисленные работы по реинтродукции разбросаны по многим, часто малодоступным источникам, выполняются с использованием различных методических подходов, к тому же методика в этих работах редко описывается достаточно подробно. Конечно, для каждого вида необходима разработка индивидуальной методики, но в целом должны быть приняты определенные общие принципы, без соблюдения которых трудно рассчитывать на успех работы. К сожалению, в мире имеется слишком мало методических обобщений по вопросам реинтродукции растений. По-существу к таковым можно отнести лишь два руководства – одно, собственно по реинтродукии, было разработано BGCI (Akeroyd, Jackson, 1995), второе – по транслокации растений подготовлено австралийскими ботаниками (Valee et al., 2004). Оба руководства имеют свои недостатки. Первое из них представляет собой скорее пособие по составлению грантовых заявок на выполнение работ, чем методическое руководство, а второе охватывает лишь небольшой круг вопросов по реинтродукции.

Работа по реинтродукции популяций редких видов должна включать следующие основные этапы: 1) предварительные исследования – сбор подробной информации о реинтродуцируемом виде; 2) проведение полевых исследований – изучение структуры и экологии сохранившихся природных популяций; 3) размножение материала в условиях культуры; 4) выбор местообитаний для искусственных популяций; 5) создание искусственной популяции и 6) мониторинг реинтродукционных популяций. Главными требованиями к работе на всех этапах являются строгая документация всех производимых работ и обеспечение генетической репрезентативности реинтродукционного материала. Нельзя ограничиваться посадкой материала в естественных условиях, не прослеживая дальнейшую судьбу созданной популяции.

Второй важный вопрос касается выбора объектов для реинтродукции. Для ботанических садов приоритетными объектами для реинтродукции должны быть виды 0, 1 и 2 категорий Красной книги РФ. Реинтродукция редких растений должна проводиться по определенным правилам, предусматривающих минимизацию ущерба, наносимого природным популяциям. Для этих целей Комиссией по охране растений Совета ботанических садов СССР были разработаны «Правила сбора редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений» (1981). Весьма полезной при проведении предварительных полевых исследований и мониторинга созданных популяций может быть опубликованная в 1986 г. «Методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР» (Денисова и др., 1986).

Еще одна проблема, которая стоит перед работами по реинтродукции – это отсутствие их законодательного обеспечения. Понятно, что работы по реинтродукции лучше проводить на территории ООПТ. Однако формально такие работы на этих территориях запрещены. Тем не менее, некоторые заповедники имеют экспериментальные участки, на которых проведение реинтродукционных работ возможно.

В целом работы по реинтродукции редких и исчезающих растений не могут проводиться бесконтрольно, координация этих работ должна осуществляться Советом ботанических садов России. Назрела необходимость разработки в ближайшем будущем единой для всех ботанических садов России программы по реинтродукции видов Красной книги РФ.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

Глобальная стратегия сохранения растений. Текст на русском языке. BGCI: Richmond, U.K. 2002. 16 с.

Горбунов Ю.Н., Орленко М.Л. Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 187. С. 40–43.

Денисова В.Л., Никитина С.В., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М. 1986. 34 с.

Дзыбов Д.С. Ботанические сады – центры разработки научных и научно-практических основ сохранения флористического и ценотического разнообразия регионов // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. М. 2005. С. 160–162.

Конвенция о биологическом разнообразии. Текст и приложения. UNEP/CBD. 1995. 34 с.

Правила сбора редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений (для ботанических садов) // Бюлл. Гл. ботан. сада. 1981. Вып. 119. С. 94–96.

Рысина Г.П. Опыт восстановления популяций охраняемых растений в Подмосковье // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 133. С. 81–85.

Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов и дендрариев. М. 2005. 143 с.

Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н. Реинтродукция дикорастущих травянистых растений: состояние проблемы и перспективы. // Бюлл. Гл. ботан. сада. 2002. Вып. 183. С. 90–106.

Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Викторов В.П. Мониторинг искусственных популяций дикорастущих видов флоры в лесопарках Москвы и Подмосковья // Мониторинг состояния природно-культурных комплексов Подмосковья. М., 2000. С. 122–126.

Akeroyd J.R., Jackson P.W. A handbook for botanic gardens on the reintroduction of plants to the wild. 1995. BGCI, UK.

Valee L., Hogbin T., Monks L., Makinson B., Matthes M., Rossetto M. Guidelines for the translocation of threatened plants in Australia. Second edition. Australian etwork for Plant Conservation. 2004. Australia, Canberra.

ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Гусев А.В.

Новый Оскол, Муниципальное образовательное учрежденипе «Станция юных натуралстов»

Территория Белгородской области лежит на юго-западных склонах Средне-Русской возвышенности. В геоструктурном отношении она характеризуется сильно развитой ов-ражно-балочной сетью. Крайний юг области относится к Калитвинскому физико-географическому району подзоны южной лесостепи. Растительность меловых обнажений долин рек, пойменных террас и засоленных лугов с солончаками по берегам стариц представлена редкими видами, многие из которых внесены в Красную книгу России (Красная..., 1988) и Белгородской области (Красная..., 2004). В целях ревизии нами проводились исследования флоры бассейна р. Сарма в границах Ровеньского административного района. Во флоре степных участков и меловых обнажений выявлено 13 видов Красной книги России, 47 видов Красной книги Белгородской области. Из них 13 (выделены жирным) не указаны в Красной книге Белгородской области для района исследования. Цитируемые гербарные образцы хранятся в гербарии автора. Названи; приводимых видов даны по Маевскому (Маевский..., 2006).

Виды Красной книги РФ

1. *Androsace koso-poljanskii* Ovcz. Верховья реки, окрестности хутора Крутой. Склоны юго-зап. экспозиции. Обнажения меловых пород. Изредка. 12.05.07.

2. *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Часто. 20.07.07.

3. *A. salsoloides* Willd. Правобережье. Обнажения меловых пород западнее с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

4. *Bellevalia sarmatica* (Pall, ex Georgi) Woronow. 1) Верховья реки, урочище Рудное. Степные участки. Не редко. 22.06.07. 2) Степные склоны, оползни, выходы красных глин, полезащитные лесополосы по правому берегу между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. Местами в массе. 23.06.07.

5. *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski. Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Редко. 22.06.07. Новинка Белгородской области.

6. *Genista tanaitica* P. Smirnov. Правобережье. 1) Западная окраина с. Нагольное. Обнажения меловых пород, степь. Изредка. 20.07.07. 2) Степные склоны между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 23.06.07.

7. *Hedysarum grandiflorum* Pall. Правобережье, обнажения меловых пород, степныеюсклоны. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 20.07.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

8. *H. ucrainicum* Kaschm. Правобережье, обнажения меловых пород, степные склоны. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 20.07.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Часто. 20.07.07.

9. *Hyssopus cretaceus* Dubjan. Правобережье, обнажениями меловых пород. 1) Окрестности с. Нагольное. Часто. 20.07.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Часто. 20.07.07.

10. *Iris pumila* L. Правобережье. Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Степь. Нередко. 13.05.07.

11. *Paeonia tenuifolia* L. Правобережье. 1) Степные склоны, заросли кустарников, овраги, обнажения меловых пород между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Степь. Нередко. 20.07.07. 3) Верховья реки, окрестности хутора Крутой. Степь. Нередко. 12.05.07.

12. *Scrophularia cretacea* Fisch. Правобережье. Западная окраина с. Нагольное, обнажения меловых пород. Изредка. 20.07.07.

13. *Stipa pennata* L. Верховья реки, степь. 1) Урочище Рудное. Изредка. 22.06.07. 2) Окрестности хутора Крутой. Нередко. 12.05.07. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

Виды Красной книги Белгородской области

1. *Adonis vernalis* L. Верховья реки, окрестности хутора Крутой. Степь. Склоны юго-зап. экспозиции. Изредка. 12.05.07.

2. *A. volgensis* Stev. Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Часто. 22.06.07. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 18.03.07. 2) Запад ная окраина с. Нагольное. Часто. 20.07.07.

3. *Allium flavescens* Bess. Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Изредка. 22.06.07. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

4. *A. inaequale* Janka. Западная окраина с. Нагольное, правый берег реки. Степь. Изредка. 20.07.07.

5. *Amygdalus nana* L. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка- Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07. Верховья реки, степь. 1) Урочище Рудное. Изредка. 22.06.07. 2) Окрестности хутора Крутой. Изредка. 12.05.07.

6. *Artemisia santonica* L. Правобережье, подножия меловых склонов. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

7. *Asyneuma canescens* (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schenk. Степные склоны по правому берегу реки между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 20.07.07.

8. *Asperula tephrocarpa* Czern. ex M. Pop. et Chrshan. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

9. *Astragalus albicaulis* DC. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07. 2) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 13.05.07.

10. *A. pubiflorus* (Pall.) DC. 1) Степные склоны по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Очень редко. 13.05.07. 2) Верховья реки, урочище Рудное. Оползни, обнажения красных глин, солонцеватые степные участки. Редко. 22.06.07.

11. *Carex humilis* Leyss. Правобережье, степь, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

12. *Centaurea orientalis* L. Правобережье, степные склоны. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07. 3) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Изредка. 22.06.07.

13. *C. ruthenica* Lam. 1) Степные склоны по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Единично. 22.06.07.

14. *Centaurium minus* Moench. Верховья реки, урочище Рудное. Выходы грунтовых вод, сырые места. Редко. 22.06.07.

15. *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 20.07.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

16. *Clematis integrifolia* L. 1) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Изредка. 22.06.07. 2) Степные склоны по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 23.06.07.

17. *C. pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky 1) Верховья реки. Окрестности с. Всесвятка. Степь. Часто. 22.06.07. 2) Степь, кустарники по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 23.06.07.

18. *Convolvulus lineatus* L. Правобережье. 1) Степь, обнажения меловых пород, обочины дорог вдоль склонов, оползни, выходы красных глин между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Степь, обнажения меловых пород. Часто. 20.07.07.

19. *Crambe tatarica* Sebeok. Западная окраина с. Нагольное обнажения меловых пород. Изредка. 20.07.07.

20. *Crocus reticulatus* Stev. ex Adam. 1) Верховья реки, в 1 км. юго-восточнее с. Всесвятка, урочище Караешник, степные склоны. Локальная популяция на площади около 0,5 га. Плотность популяции от 5 до 20 экземпляров на 1 м^2. 17.03.07. 2) По степным кустарникам и склонам по правому берегу в 0,5 км от юго-западной окраины села Всесвятка. Изредка. 18.03.07.

21. *Diplotaxis cretacea* Kotov. Западная окраина с. Нагольное обнажения меловых пород. 20.07.07. Нередко.

22. *Ephedra distachya* L. Правобережье, петрофитная степь. 1) Между сёлами Все святка – Нагольное. Редко. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Степь. Редко. 20.07.07.

23. *Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Местами доминирует. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное, степь. Нередко. 20.07.07, 3) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Часто. 22.06.07.

24. *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

25. *Helianthemum canum* (L.) Hornem. Обнажения меловых пород по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 18.03.07.

26. *Hylotelephium stepposum* (Boriss.) Tzvel. Верховья реки, урочище Рудное. Опушки светлого овражного леска. Изредка. 22.06.07.

27. *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. Правобережье. 1) Степные склоны между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто, 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное, подножия меловых склонов. Нередко. 20.07.07.

28. *Limonium tomentellum* (Boiss.) O. Kuntze. Западная окраина с. Нагольное, подножия меловых склонов с лугово-степной растительностью. Редко. 20.07.07.

29. *Linaria cretacea* Fisch. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07. 2) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка, местами многочислен. 20.07.07.

30. *Linum ucrainicum* Czern. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

31. *Onosma tanaitica* Klok. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка –Нагольное. Обыкновенно. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07.

32. *O. tinctoria* Bieb. Верховья реки, урочище Рудное. Оползни, обнажения красных глин, солонцеватые степные участки. Очень редко. 22.06.07.

33. *Ornithogalum kochii* Parl. 1) Верховья реки, окрестности хутора Крутой. Степь. Склоны юго-зап. экспозиций. Нередко. 12.05.07. 2) Степные кустарники, склоны, в том числе сбитые по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто, местами в массе. 13.05.07.

34. *Polygala sibirica* L. Правобережье, петрофитная степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

35. *Poterium sanguisorba* L. 1) В окрестностях с. Всесвятка. Поле, в качестве сельскохозяйственной культуры. 17.03.07. 2) Одичавшее по правобережью от с. Всесвятка до с. Нагольное. Нередко. 17.03.07.

36. *Salvia aethiopis* L. 1) Обнажения меловых пород по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Верховья реки урочище Рудное. Степь. Изредка. 22.06.07.

37. *Scutellaria supina* L. s. I. Правобережье, петрофитная степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

38. *Senecio schvezovii* Korsh. Правобережье. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Оползни, выходы грунтовых вод. Изредка. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное, подножия меловых склонов. Изредка. 20.07.07.

39. *Silene supine* Bieb. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка –Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Изредка. 20.07.07.

40. *Spiraea crenata* L. Западная окраина с. Нагольное, правый берег реки. Степь. Изредка. 12.08.07.

41. *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Правобережье, степь. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Нередко. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07. 3) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Нередко. 22.06.07.

42. *Teucrium polium* L. Правобережье, степь, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 18.03.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07. 3) Верховья реки, урочище Рудное, Петрофитная степь. Часто. 22.06.07.

43. *Thymus cretaceus* Klok. et Shost. Правобережье, обнажения меловых пород. 1) Между сёлами Всесвятка – Нагольное. Часто. 23.06.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Часто. 20.07.07. 3) Верховья реки, урочище Рудное. Выходы мергелей. Нередко. 22.06.07.

44. *Tulipa biebersteinii* Schult. et Schult. fil. Верховья реки, степь. 1) Окрестности хутора Крутой. Изредка. 12.05.07. 2) урочище Рудное. Редко. 22.06.07.

45. *Valeriana rossica* P. Smirn. Степые склоны по правому берегу реки между сёлами Всесвятка – Нагольное. Редко. 23.06.07.

46. *Verbascum phoeniceum* L. 1) Степные склоны по правобережью между сёлами Всесвятка – Нагольное. Изредка. 13.05.07. 2) Верховья реки, урочище Рудное. Степь. Нередко. 22.06.07.

47. *Vinca herbacea* Waldst. et Kit. Правобережье, степь, кустарники. 1) Между сёлами Всесвятка –Нагольное. Нередко. 13.05.07. 2) Западная окраина с. Нагольное. Нередко. 20.07.07. 3) Верховья реки, окрестности хутора Крутой. Степь. Изредка. 12.05.07.

Литература

Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание / Общ. науч. ред. А.В. Присный. Белгород, 2004. 532 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 600 с.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ОРХИДНЫХ В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Игошева Н.И.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Большинство орхидных – это редкие виды, представленные малыми изолированными популяциями. В условиях высокого уровня индустриализации и антропогенных изменений растительного покрова их сохранение приобретает особенно большое значение. Разработка и практическая реализация мер по охране генофонда растений возможны лишь на основе знания их распространения, экологических особенностей, реакции на воздействие антропогенных и природных факторов.

В последние два десятилетия виды семейства орхидных как в России, так и за рубежом являются объектом многочисленных исследований, касающихся различных сторон биологии, систематики и охраны представителей семейства (Вахрамеева, Татаренко, Варлыгина, 2004; Мамаев и др., 2004). Многочисленны публикации, посвященные анатомии, морфологии, онтогенезу и жизненному циклу орхидных (Виноградова, 1999; 2003; Коломейцева, 2003; Stern, 1997 и др.). В ряде источников отмечено значительное сокращение численности и вымирание орхидных (Tyteca Daniel, 2001; Ишмуратова и др., 2003; Luo Xin-tan, 2003). В то же время в пределах особо охраняемых природных территорий благодаря отсутствию существенных антропогенных воздействий констатируется хорошее состояние популяций (Fuchs Franz, 1998; Полякова, Ротов, Швецов, 1999).

В период с 1991 по 2007 гг. проведены наблюдения за состоянием и динамикой популяций 16 видов редких орхидных на восточном предгорье Среднего Урала в окрестностях железно-дорожной станции Мурзинка. Объектами исследований послужили популяции 16 видов орхидных, в том числе один длиннокорневищный – *Cypripedium guttatum* Sw., пять короткокорневищных – *Cephalanthera rubra* (L.) L. C. Rich., *C. calceolus* L., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Berh.) Schult., *E. helleborine* (L.) Crantz, *Listera ovata* (L.) R. Br., два ползучекорневищных – *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Listera cordata* (L.) R. Br., три бесхлорофильных корневищных – *Corallorhiza trifida* Chatel., *Epipogium aphyllum* Sw., *Neottia nidus–avis* (L.) Rich., два вида с двумя пальчато–раздельными корнеклубнями – *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *Orchis ustulata* L., два тубероидный – *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Platanthera bifolia* (L.) Rich. При их характеристике мы принимаем классификацию экобиоморф, предложенную И.В. Татаренко (1996).

В популяциях орхидных выделяли следующие возрастные группы особей: j – ювенильные, im – имматурные, vm – взрослые вегетативные, g_1 – молодые генеративные, g_2 – средневозрастные генеративные, g_3 – старые генеративные, s – сенильные. К взрослым вегетативным были отнесены как виргинильные, так и генеративные особи, которые в год наблюдений по каким-либо причинам не образовали генеративных побегов, т. е. находились в вегетативном состоянии.

В качестве примера приводим характеристику некоторых из них.

Cephalanthera rubra (L.) L. C. Rich. – короткокорневищный травянистый многолетник встречается в березово-злаково-зеленомошном лесу, расположенном на западном склоне небольшой возвышенности (крутизна около 5º). Почва дерново-подзолистая суглинистая, увлажнение атмосферное, недостаточное. Древостой из березы повислой *Betula pendula* с примесью сосны *Pinus sylvestris*, сомкнутость крон 50–60%. В кустарниковом ярусе встречаются *Chamaecytisus rutenicus*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *R. glabrifolia*. Подрост редкий, угнетенный. В травяном ярусе (проективное покрытие почвы растениями 40–50%) преобладают сор.$_1$ – *Melica nutans*, sp.-сор.$_1$ – *Calamagrostis arundinacea*, sp. – *Agrostis tenuis*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Lathyrus vernus*, *Vicia cracca*, *Aegopodium podagraria*, *Chamaenerion angustifolium*, *Crepis sibirica*, *Galium album*, *Hieracium umbellatum*, *Veronica mirabilis*. Моховой ярус с преобладанием *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* покрывает от 20 до 30% поверхности почвы. Растительное сообщество испытывает сильное антропогенное воздействие из-за близости дорог, садов, зон отдыха населения. Производится рубка леса, интенсивный выпас скота, сбор грибов и ягод. Нарушена целостность подстилки и дернины, деградация достигла второй стадии, индекс синантропизации 31,9%. Не обнаружена отмеченная И.А. Бурдыгиной (1994) малочисленная (порядка 10 особей) популяция *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. Численность популяции в период наблюдений колебалась от 9 до 16 особей, плотность около 3 особей на 0,25 га. Популяция нормальная неполночленная; во все годы

наблюдений отсутствовали ювенильные, имматурные (кроме вегетационного сезона 2003 г.) и сенильные особи. Возрастной спектр популяции в течение периода наблюдений был стабильным, генеративно-ориентированным (от 75 до 89% генеративных партикул). Максимум приходился на средневозрастные генеративные особи (от 31 до 56% от общего числа партикул). Сокращение числа особей к 2007 г., а также отсутствие ювенильных и малое число имматурных особей свидетельствуют о неблагоприятных условиях произрастания вида, при которых часть особей или погибла, или перешла к многолетнему подземному существованию.

Corallorrhiza trifida Châtel. – бесхлорофильный травянистый многолетник с коралловидно разветвленным корневищем произрастает в сосновом с елью разнотравно-злаковом лесу у подножья невысокого увала между ж.-д. станцией Мурзинка и рекой Исеть. Почва дерновая суглинистая, увлажнение атмосферное, достаточное. Древостой из *Pinus sylvestris* с примесью ели сибирской *Picea obovata*, сомкнутость крон 60–70%. В кустарниковом ярусе изредка встречаются *Rosa acicularis* и *Chamaecytisus rutenicus*. Травостой (проективное покрытие 60–80%) состоит из сор.$_1$ – *Calamagrostis obtusata*, *Poa palustris*, *Agrimonia pilosa*, sp. – *Athyrium filix-femina*, *Carex pallescens*, *Galium boreale*, *Knautia arvensis*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella* и др. Мох (*Pleurozium schreberi*) покрывает 1–5% поверхности почвы. Производится вырубка сосны, выпас скота, сбор ягод и грибов. Сообщество находится на первой стадии деградации, индекс синантропизации 10,6%. Популяция малочисленная, в течение периода наблюдений численность колебалась от 5 до 14 особей, плотность 2–5 особей на 0,25 га. Популяция нормальная неполночленная (отсутствовали ювенильные, имматурные и сенильные особи, кроме этого в 2001 г. – взрослые вегетативные и молодые генеративные особи). Возрастной спектр популяции генеративно–ориентированный: в 1999 г. пик наблюдался на молодых генеративных побегах (всего 93%, в том числе молодых генеративных – 57%), в последующие годы максимум сдвинулся на средневозрастные генеративные растения (в 2001 г. – 80%, в 2007 г. – 56%). Малая численность популяции, а также сильное антропогенное воздействие, которому подвергается ее местообитание, могут быть инициатором гибели популяции.

Cypripedium guttatum Sw. – длиннокорневищный травянистый многолетник обитает в сосново-березово-злаковом лесу на небольшом возвышенном участке левобережья р. Исети. Почва дерново-подзолистая легкосуглинистая, увлажнение атмосферное, недостаточное. В древостое преобладает береза повислая *Betula pendula*, обильна сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, сомкнутость крон 70–80%. В кустарниковом ярусе часто встречается *Rosa acicularis*, реже – *Chamaecytisus rutenicus* и *Sorbus aucuparia*. Травостой (проективное покрытие 70%) состоит из сор.$_1$ – *Melica nutans*, sp. – *Calamagrostis arundinacea*, *Athyrium filix-femina*, *Luzula multiflora*, *Cardamine pratensis*, *Viola sepium*, *V. hirta*, *Conioselinum vaginatum*, *Carduus scirpus*, sol. – *Carex macroura*, *Cocciganthe flos-cuculi*, *Adenophora cervicaria* и др. В лесу производится сбор ягод и грибов, доля синантропных видов составляет 15% от общего числа видов. Исчезла присутствовавшая в 1991 г. популяция *Platanthera bifolia* (Бурдыгина, 1994). Численность ценопопуляции колебалась по годам от 17 до 39 парциальных побегов (особей), плотность 4–6 особей на 0,25 га. Популяция нормальная полночленная, исключая сезон вегетации 1999 г., когда отсутствовали ювенильные особи. Возрастной спектр в течение всего периода наблюдений бимодальный, с двумя пиками, один из которых в 1999 г. приходился на вегетативные особи (всего 25%, в том числе взрослых вегетативных 21%), другой – на генеративные особи (всего 75%, в том числе средневозрастных генеративных 46%). В 2003 г. оба пика были в генеративной части спектра (первый – на молодых генеративных особях – 36%, второй – на старых генеративных – 25%). В 2007 г. структура популяции оказалась близкой к таковой в первый год наблюдений, один из пиков наблюдался в вегетативной части спектра (всего 41%, в том числе взрослых вегетативных 29%), другой приходился на генеративные особи (всего 59%, в том числе средневозрастных генеративных 29%). Отсутствие ювенильных особей в 1999 г., по-видимому, объясняется тем, что проростки, ведущие подземный образ жизни, могли погибнуть в связи с неблагоприятными метеорологическими условиями в предыдущем году или по тем же причинам задержаться в своем развитии, оставшись на данном этапе онтогенеза.

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó – травянистый многолетник с двумя пальчато–раздельными корнеклубнями находится в злаково-осоковом замоховелом лугу на западном берегу Верх-Нейвинского пруда. Почва дерновая супесчаная, увлажнение атмосферное, избыточное. Травостой густой, равномерно сомкнутый (проективное покрытие 50–80%), разделен на 3 подъяруса. 1-й подъярус (высота 70–80 см) включает сор.$_1$ – *Carex acuta,* sp. – *Phragmites australis*, *Filipendula ulmaria* и др.; 2-й подъярус (высота около 50 см) сложен сор.$_1$ – *Calamagrostis neglecta*, *Eriophorum polystachion*, *Carex aquatilis*, sp. – *Deschampsia cespitosa*; в 3-м подъярусе (высота 10–30 см) преобладают сор.$_1$ – *Comarum palustre*, *Viola epipsila*, sp. – *Potentilla erecta*, *Rubus chamaemorus*, *Bidens tripartita*. Моховой ярус (с преобладанием *Aulacomnium palustre*, *Calliergonella cuspidate*, *Hypnum pratense*, *Tomentypnum nitens* и др.) покрывает от 10% до 30% поверхности почвы. Уровень синантропизации 23,5%. Популяция неполночленная малочисленная, в 1991 г. насчитывала 10 особей (Бурдыгина,

1994). К 1999 г. популяция имела в своем составе всего 4 особи: 1 – взрослую вегетативную, 2 – средневозрастных генеративных и 1 – старую генеративную. В 2007 г. произрастало только 1 средневозрастное генеративное растение. Сильный антропогенный прессинг местообитания этой популяции, в первую очередь, рекреационное воздействие и нарушение гидрологического режима явились причиной превращения нормальной популяции в популяцию регрессивного типа.

Места произрастания малых изолированных популяций орхидных подвергаются различным антропогенным воздействиям (рекреация, туризм, выпас скота, рубка леса, пожары), что создает угрозу вымирания этих редких растений. Для их охраны необходимо создание резерватов, где изъятие территории из хозяйственного использования сочеталось бы со строгим соблюдением охранного режима, ограничением рекреации, а все лесохозяйственные мероприятия проводились бы под контролем специалистов, не допуская нарушений экологического режима данного лесного массива.

Dactylorhiza maculata (L.) Soó – травянистый многолетник с двумя пальчато–раздельными корнеклубнями растет в пихтово-еловом с сосной разнотравно-кустарничково-моховом лесу занимает на низком левом берегу р. Исеть в двух км южнее ж.-д. станции Мурзинка. Почва – оподзоленный суглинок, увлажнение атмосферное, избыточное. Древостой из ели сибирской *Picea obovata* в смеси с пихтой сибирской *Abies sibirica* и небольшой примесью сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, сомкнутость крон 70–80%. Кустарниковый ярус хорошо выражен, в нем преобладают *Crataegus sanguinea*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum* и *Ribes nigrum*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит (проективное покрытие 80%), его образуют сор.$_1$ – *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Circaea alpina*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, sp.-сор.$_1$ – *Dryopteris carthusiana*, *Maianthemum bifolium*, sp. – *Carex nigra*, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis phragmitoides*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Viola mirabilis*, sol. – *Ledum palustre*, *Geranium sylvaticum*, *Epilobium palustre*, *Pyrola minor*, *Paris quadrifolia* и др. Моховой ярус покрывает от 60 до 80% поверхности почвы, преобладают сор.$_1$ – *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum angustifolium*, sp. – *Cinclidium stygium*, *Hylocomium splendens*. В лесу производится сбор ягод и грибов. Сообщество мало затронуто синантропизацией, доля синантропных видов составляет 5,4% от общего числа видов. Численность популяции с 1999 г. сократилась в 4–5 раз (100 особей в 1999 г., 18 – в 2003 г., 22 – в 2007 г.), плотность уменьшилась с 20 до 4 особей на 0,25 га. Популяция нормальная неполночленная (отсутствовали ювенильные и сенильные особи). Возрастной спектр популяций в период наблюдений был одновершинным генеративно-ориентированным. В первый год наблюдений максимум приходился на молодые генеративные особи (всего генеративных особей 74%, в том числе молодых генеративных 49%). К 2003 г. максимум сместился на средневозрастные генеративные особи (всего генеративных особей 83%, в том числе средневозрастных генеративных 39%), в 2007 г. молодых и средневозрастных генеративных было одинаковое число – по 27% (всего генеративных особей 59%). Неравномерное использование площади, слабое возобновление и значительное снижение численности популяции являются следствием усиления антропогенного пресса, в первую очередь – рекреационного воздействия.

Литература

Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Варлыгина Т.И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. Моск. о–ва испыт. природы. Отд. биол. 2004. 109, № 2. С. 37–56.

Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* (*Orchidaceae*) в Мурманской области // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 1999. № 177. С. 73–81.

Ишмуратова М.М., Суюндуков И.В., Ишбирдин А.Р., Жирнова Т.В., Наибуллин М.В. Состояние ценопопуляций некоторых видов сем. *Orchidaceae* на Южном Урале. Сообщение 2. Корневищные виды // Растит. ресурсы. 2003. 39. № 2. С. 18–37.

Коломейцева Г.Л. Морфологические типы орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 2003. № 185. С. 112–137.

Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.

Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Популяция *Cypripedium calceolus* L. в подмосковном заповеднике "Горки" // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. 1999. N 177. С. 68–73.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Fuchs Franz Beobachtungen an Orchideen im sudostlichen Oberosterreich (Region Pyhrn – Eisenwurzen) // OKO–L. 1998. 20, № 1. S. 4–17.

Luo Xin-tan Xibei zhiwu xuebao = Acta Bot. Boreali–Occident. Sin. 2003. 23, № 11. P. 1969–1972.

Stern William Louis Vegetative anatomy of subtribe *Orchidinae* (*Orchidaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1997. 124, № 2. P. 121–136.

Tyteca Daniel The specific diversity of *Orchidaceae*: An overview of contributions to the Belgian and European Floras over the 20th century // BBB 2001: Botanical Biodiversity and the Belgian Expertise: Proceedings of a Symposium, Meise, Oct., 2001. Meise, 2003. P. 45–58.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХРАНЯЕМОГО КОМПОНЕНТА РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ 10 ОБЛАСТЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ)

Казакова М.В.

Рязань, Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина

Изучение флоры Липецкой и Рязанской областей и участие в составлении для этих субъектов РФ Красных книг (2002, 2005) (далее в тексте – КК) дает нам основание внимательнее ознакомиться с КК 6 других регионов: Московской (1998), Пензенской (2002), Тамбовской (2002), Нижегородской (2005), Калужской областей (2006) и Республики Мордовия (2003), а также с подготовленными списками для издания КК в Тульской (2007) и Владимирской областях. Обычно подготовкой КК занимаются флористы, имеющие опыт исследований в этих областях, поэтому настоящее сообщение – первая попытка извлечь уроки из нашего опыта написания региональных природоохранных «произведений». Необходимо объединить усилия флористов, работающих в регионах, чтобы ведение КК привело к определению оптимально выверенного списка для второго издания КК, к разработке максимально уточненного и обновленного текста очерков с научно обоснованным содержанием.

Мы составили и рассмотрели сводную таблицу, включающую 664 вида, занесенных в КК в 10 регионах. Список представляет собой выборку «уязвимого компонента» флоры той части европейской России, которая находится в пределах широкой пограничной полосы, на главном ландшафтном рубеже Русской равнины, расположенном между зонами лесов и степей. По территории Тульской, Московской, Рязанской, Нижегородской областей, а также Республики Мордовия проходят три зональных границы – между подтаежнолесной, широколиственнолесной и лесостепной зонами. Пограничный характер территории усложняется наличием более или менее широких полос смешанных сосново-широколиственных лесов, протянувшихся в южном направлении до южных границ Рязанской, Пензенской, Тамбовской и Липецкой областей. Общность физико-географических особенностей соседних регионов отразилась, прежде всего, в том, что довольно много видов включено сразу в несколько КК. Во все 10 КК (или списков) попали только 3 вида (*Corallorrhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Orchis militaris*), в 9 КК – 19 видов (*Huperzia selago*, *Najas minor*, *Stipa pennata*, *Lilium martagon*, *Gladiolus imbricatus*, *Epipactis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Hammarbia paludosa*, *Neottianthe cucullata*, *Platanthera chlorantha*, *Salix myrtilloides*, *Dianthus arenarius*, *Delphinium cuneatum*, *Dentaria quinquefolia*, *Drosera anglica*, *Linum flavum*, *Trapa natans*, *Moneses uniflora*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*), в 8 КК – 20 видов (*Botrychium lunaria*, *B. multifidum*, *Salvinia natans*, *Stipa pulcherrima*, *S. tirsa*, *Carex dioica*, *Eriophorum latifolium*, *Fritillaria ruthenica*, *Iris aphylla*, *Cypripedium guttatum*, *Liparis loeselii*, *Orchis ustulata*, *Betula humilis*, *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Pulsatilla patens*, *Jovibarba sobolifera*, *Artemisia latifolia*, *Aster amellus*, *Galatella linosyris*), в 7 КК – 23 вида (*Potamogeton praelongus*, *Helictotrichon desertorum*, *Melica transsilvanica*, *Stipa dasyphylla*, *Carex hartmannii*, *Eriophorum gracile*, *Coeloglossum viride*, *Dactylorchiza baltica*, *Herminium monorchis*, *Malaxis monophyllos*, *Clematis recta*, *Ranunculus polyphyllus*, *Corydalis marschalliana*, *Amygdalus nana*, *Spiraea crenata*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Oxycoccus microcarpus*, *Prunella grandiflora*, *Scrophularia umbrosa*, *Utricularia minor*, *Adenophora liliifolia*, *Artemisia armeniaca*, *Centaurea ruthenica*). В 6 областных КК включено 28 видов (*Botrychium virginianum*, *Ophioglossum vulgatum*, *Polystichum braunii*, *Scheuchzeria palustris*, *Cinna latifolia*, *Helictotrichon schellianum*, *Stipa capillata*, *Rhynchospora alba*, *Cephalanthera rubra*, *Dactylorchiza cruenta*, *D. maculata*, *Epipogium aphyllum*, *Goodyera repens*, *Dianthus superbus*, *Aconitum nemorosum*, *Drosera rotundifolia*, *Viola uliginosa*, *Daphne mezereum*, *Sanicula europaea*, *Pyrola media*, *Andromeda polifolia*, *Hottonia palustris*, *Gentiana amarella*, *Gratiola officinalis*, *Utricularia intermedia*, *Onosma simplicissima Artemisia sericea*, *Senecio schvetzovii*). В сумме они составляют 93 вида, которые принадлежат преимущественно к коренным зональным (темнохвойные, широколиственные, смешанные леса, таежные сфагновые болота, луговые степи и их петрофитные варианты) или наиболее редким сообществам (выходы карбонатных пород, «чилимные старицы», низкотравные луга).

В 5 КК – 44 вида, которые находятся на крайнем южном, северном, восточном или западном пределе ареала, входят, как правило, в состав петрофитно-степных, опушечно-лесных, опушечно-болотных (включая ключевые и сфагновые болота) сообществ. В 4 КК – 65 видов, в 3 КК – 75 видов, в 2 КК – 142 вида. Это, преимущественно, виды экотонных местообитаний: разреженных сосняков, мелколиственных лесов, лесостепных дубрав, остепненных опушек, окраин болот, ольшаников, мелководных водоемов, прибрежной зоны водоемов, а также виды пионерных стадий растительности: песчаных пустошей, придорожных луговин, низкотравных лугов на тощих почвах, зарастающих каменистых склонов. Среди этих видов представлены также растения скально-лесных биотопов, сухих степей, степных солонцов, тундрово-таежных местообитаний, находящиеся в рассматриваемом районе далеко за пределами своего ценотического оптимума.

245 видов составляют группу таксонов, взятых под охрану лишь в одном из рассматриваемых регионов. В нее вошло 134 вида, действительно, редких или чрезвычайно редких в Средней России (*Asplenium ruta-*

muraria, *A. viride*, *Carex loliacea*, *Calypso bulbosa*, *Paeonia tenuifolia*, *Schivereckia podolica*, *Cervaria rivinii*, *Primula farinosa*, *Thymus pulegioides*, *Scabiosa isetensis*, *Senecio fluviatilis* и др.), в то же время 111 видов можно отнести к категории «случайных», которые не нуждаются в охране (*Typha laxmannii*, *Lolium remotum*, *Scirpus maritimus*, *Wolffia arrhiza*, *Epipactis helleborine*, *Cucubalus baccifer*, *Rorippa vallicola*, *Rosa subcanina*, *Rhamnus cathartica*, *Angelica archangelica*, *Cuscuta epilinum*, *Utricularia australis*, *Inula helenium* и др.). Редкие в Средней России виды принадлежат, как правило, к сообществам другой зональной приуроченности, к реликтовым элементам флоры, например, растения горных обнажений. Обычно каждый такой вид является ярким индикатором ценного или уникального для региона природного сообщества, индикатором ценного урочища. В то же время «случайные» виды — это либо синантропные, либо расселяющиеся виды, расширяющие свой естественный ареал, либо виды, положение которых в рассматриваемой части Средней России стабильно, они обычны на значительной ее территории и не нуждаются в охране.

Независимо от площади региона список видов, занесенных в КК, определялся позицией коллектива авторов и редакторов, поэтому количество охраняемых видов, например, в небольшой по площади Липецкой области (277 видов) значительно превышает таковое в Нижегородской области (177 видов), которая в три раза превосходит ее по площади. В большинстве регионов число видов, занесенных в основной список охраняемых растений, находится в пределах 170–210. Иную позицию продемонстрировали авторы КК Орловской области (2007), включившие в число охраняемых только 42 таксона.

Ведение КК, которое неизбежно следует за первым изданием, предполагает осуществление очень большой работы по выверке списка. До сих пор совершенно не разработана теория региональных КК, поэтому данные издания демонстрируют в основном уровень изученности региональных флор. Что касается той части, которая затрагивает объяснение причин редкости, то есть специфические особенности биологии и экологии и лимитирующие факторы, авторы, как правило, ограничиваются шаблонными, достаточно формальными фразами, которые порой не согласуются с другими разделами очерков. Из этих сведений читатели КК не могут получить ответа на вопрос о том, почему вид следует вносить в Красную книгу, если, судя по очерку, современное состояние популяций не изучено, о биолого-экологических особенностях тоже ничего не сказано, а лимитирующие факторы не выяснены, реальных мер по охране вида не предложено. Несомненно, нельзя рассматривать рекомендацию «продолжить изучение состояния вида в регионе» как рекомендацию к его охране! Ответ на этот вопрос должен быть получен в результате целенаправленной работы флористов в регионах, причем очень важно скоординировать усилия специалистов, работающих в разных субъектах РФ. В результате мы сможем скорректировать список.

Почему тот или иной вид редок? Этот вопрос мы должны задавать себе каждый раз, когда начинаем думать над составлением списка видов. Зачастую из текста очерка это не ясно. Например, почему опушечно-луговой *Agrimonia procera* остановился в своем продвижении на восток по территории следующих областей: Тверская, Московская, Тульская, Орловская, Курская, а его «собрат» *A. eupatoria* широко распространен, и никакое хозяйственное освоение его местообитаний и усиленный выпас скота (лимитирующие факторы в Калужской области для первого вида) не являются для него препятствием к широкому распространению? Необходима программа проведения совместных, скоординированных исследований флористов, работающих в разных регионах. Основной пробел – отсутствие точных знаний эколого-биологической специфики видов, их ценопопуляционных характеристик. Эти знания необходимо приобрести в процессе ведения региональной КК. Они послужат основой для изучения тенденций изменения численности того или иного вида.

В случае рассмотрения уязвимого компонента флоры важно найти ту «ахиллесову пяту», которая делает виды стенотопными, не способными свободно расселяться. Это знание особенно необходимо и при определении рекомендуемых мер охраны вида. Иначе читатель не сможет понять, почему *Equisetum ramosissimum*, приуроченный в пределах своего ареала к сухим, щебнистым почвам, обрывам, лугам, галечникам, пастбищам, полям, не имеет широкого распространения в рассматриваемой части Средней России, где перечисленные биотопы занимают обширные территории? Видимо, не совсем точно наше предположение относительно того, что в Липецкой области распространение этого вида лимитируют нарушение местообитаний, добыча песка и распашка лугов. Аналогичная ситуация в отношении многих других видов, занесенных в Красную книгу — мы указываем лимитирующие факторы, не имея ясного представления о том, какие же эколого-фитоценотические, биологические и антропогенные ограничения для широкого распространения видов существуют в действительности. В этом и заключается главная проблема, с которой флористам приходится иметь дело. На основании своего исследовательского опыта мы формируем список редких и очень редких видов, полагая, что первопричиной их редкости является хозяйственная деятельность. Это дает нам основание писать в перечне лимитирующих факторов разные антропогенные воздействия, а в рекомендациях по сохранению видов в естественных условиях, например «поиск новых местонахождений, наблюдение за состоянием популяций, организация ООПТ» и т.п. Однако пристальное рассмотрение редких видов зачастую приводит нас к иным выводам – возможно, именно в силу антропогенной трансформации территории вид и смог войти в состав флоры изучаемого региона и удерживаться в условиях сохранения одной из демутационных стадий (иногда начальной).

Выделение крупных эколого-фитоценотических групп по типам биотопов может быть использовано и при работе над КК. Многочисленность очерков, расположенных либо в алфивитном порядке русских или латинских названий семейств и родов либо в соответствии с расположением семейств во «Флоре…» П.Ф. Маевского (1964, 2006), не позволяет охватить взором всю выборку уязвимого компонента. Виды необходимо сгруппировать, например, по эколого-фитоценотическому принципу. Возможно, в новом издании КК более рационально рассматривать сначала эколого-фитоценотическую группу уязвимых и нуждающихся в охране видов, а затем помещать очерки о тех представителях группы, которые достаточно полно изучены. Обычно принятие мер по охране нескольких «харизматических» видов позволяет обеспечить охрану и других видов той же эколого-фитоценотической группы. Например, к характерным видам сфагновых болот, редких в большинстве областей (или известных только в единичных из рассматриваемых регионов), *относятся Scheuchzeria palustris*, *Carex chordorrhiza*, *C. diandra*, *C. dioica*, *C. irrigua*, *C. limosa*, *C. pauciflora*, *C. paupercula*, *C. tenuiflora*, *Eriophorum gracile*, *E. vaginatum*, *Rhynchospora alba*, *Trichophorum alpinum*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Hammarbia paludosa*, *Liparis loeselii*, *Salix lapponum*, *S. myrtilloides*, *Betula nana*, *Drosera anglica*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Galium trifidum*. Важно выделить их общие эколого-биологические и фитоценотические особенности, дать карту тех участков, которые маркируются в регионе этими видами, а затем представить характеристику нескольких наиболее важных (по тем или иным критериям) и хорошо изученных видов.

Аналогично рассматриваются группы лесных, степных, опушечно-луговых видов, а также видов долинных комплексов, других биотопов (скальные, водные и т.д.). Это позволит избежать перегрузки КК многочисленными малоинформативными очерками и более комплексно рассмотреть весь список уязвимых видов. В частности при включении в КК видов категории 0 важно рассмотреть причины исчезновения по возможности подробно, сравнивая с ситуацией в соседних регионах.

Представленные материалы следует рассматривать как приглашение заинтересованных специалистов (в первую очередь флористов) к активному сравнительному изучению уязвимого компонента среднерусской флоры и обсуждению теоретических проблем подготовки региональной КК. Надеемся, что они помогут быстрее перейти от написания научно-популярных региональных сборников очерков о редких видах к созданию научно проработанных обзоров уязвимых и нуждающихся в охране видовых комплексов, дающих материал для разработки действенных мероприятий по сохранению регионального биоразнообразия.

Литература

Красная книга Калужской области. Калуга, 2006. 608 с.

Красная книга Липецкой области / Ред. В.С. Новиков. М., 2005. 510 с.

Красная книга Московской области / Отв. ред. В.А. Зубакин, В.Н. Тихомиров. М., 1998. 560 с.

Красная книга Нижегородской области. Т. 2. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. Н. Новгород, 2005. 328 с.

Красная книга Орловской области. Орел, 2007. 264 с.

Красная книга: Особо охраняемые природные территории Тульской области. Тула, 2007. 316 с.

Красная книга Пензенской области. Пенза, 2002. Т 1. Растения и грибы. 160 с.

Красная книга Республики Мордовия. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / Сост. Т.Б. Силаева. Саранск, 2003. 288 с.

Красная книга Рязанской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды грибов и растений / Под ред. М.В. Казаковой. Рязань, 2002. 264 с.

Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы / Г.С. Усова, В.А. Агафонов, К.И. Александрова и др. Тамбов, 2002. 348 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. 600 с.

Маевский П.В. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦИНГЕРИИ БИБЕРШТЕЙНА (*ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (CLAUS) P. SMIRN.) В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Клинкова Г.Ю. [1], Луконина А.В. [2]

[1]Волгоград, Волгоградское отделение ГосНИОРХ
[2]Волгоград, Волгоградский государственный педагогический университет

Цингерия Биберштейна (*Zingeria biebersteiniana* (Claus) P.Smirn.) – редкий вид, имеющий высокий природоохранный статус (занесена в Red List IUSN, Красную книгу РСФСР (1988), региональные Красные книги). Однако широкую научную известность и популярность она приобрела как модельный объект в генетических и молекулярно-биологических исследованиях после открытия у неё минималь-

ного для цветковых растений основного числа хромосом (Цвелев, Жукова, 1974). Тем больший интерес представляют данные о её особенностях в естественных местообитаниях.

Z. biebersteiniana – эндем юго-востока европейской России и Предкавказья. Вид описан из Сарепты (ныне – южная окраина Волгограда). Это классическое местонахождение, скорее всего, уже утрачено. Нет современных данных и о ранее указанных местообитаниях вида в Крыму (Цвелев, 1976; Червона книга України, 1996) и в Предкавказье (Иванов, 2002). Таким образом, в настоящее время подтверждено обитание растения только на очень ограниченной территории северо-западного Прикаспия, площадью ориентировочно150 × 250 км.

Распространение цингерии в Нижнем Поволжье изучалось Г.Е. Сафоновым (1979, 1988). По его данным нижневолжский ареал вида ограничивался небольшой территорией Прикаспийской низменности в правобережье р. Волги южнее Волгограда примерно до широты с. Никольское Астраханской обл. Современные сборы в этом районе сделаны преимущественно близ пос. Ушаковка Черноярского района Астраханской области и у пос. Аршань-Зельмень Республики Калмыкия (MHA).

Позднее было установлено произрастание вида и в заволжской части Прикаспийской низменности, в Волгоградской области. Первоначально цингерия была указана для лиманов Пришиб и Сухой в Быковском районе Волгоградской области (Мамин, Савельева, 1986).

Детальное изучение авторами распространения вида в волгоградском Заволжье в 2003–2007 гг. позволило установить еще несколько местообитаний цингерии:

- лиман Тажи близ пос. Демидов Быковского района;
- лиман Большой Симкин близ одноименного поселка Палласовского района;
- лиман Ближний близ пос. Новоникольское Быковского района;
- лиман Неспи близ пос. Новый Быт Николаевского района (MHA).

Необходимо также отметить, что самые тщательные поиски растения в 2006−2007 гг. на лимане Пришиб не увенчались успехом.

Таким образом, с учетом всех имеющихся данных цингерия отмечена менее чем в десяти местообитаниях, а относительно устойчивые и многочисленные популяции были установлены только в трех из этих пунктов. Это, на наш взгляд, дает все основания для изменения природоохранного статуса вида с категории 2 (вид с сокращающимся ареалом) на 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Одной из очевидных причин чрезвычайной редкости этого растения является приуроченность большинства известных местообитаний *Z. biebersteiniana* к специфическому типу местообитаний Прикаспийской низменности – степным падинам или лиманам. Эти неглубокие бессточные понижения рельефа, глубиной от 1,5 до 3–6 м, оказывают существенное влияние на перераспределение незначительных атмосферных осадков. В наиболее влажные годы они весной полностью заполняются талой и дождевой водой. Постепенно высыхая в результате инфильтрации и испарения, лиманы, тем не менее, в течение 1–5 месяцев являются своеобразным водными экосистемами со специфическим комплексом водных и околоводных организмов, адаптированных к условиям регулярного полного пересыхания водоема. Необходимо добавить, что лиманы далеко не каждый год заливаются водой, а оптимально заполнение достигается только раз в 5–10 лет или даже реже.

Этот специфический тип экосистем свойственен многим аридным регионам, в том числе областям Древнего Средиземноморья. В последнее время эти водоемы драматически сокращаются в размерах и числе, будучи очень хрупкими системами, почему и стали рассматриваться во многих странах, в частности, в государствах Евросоюза, в качестве приоритетных для изучения и сохранения (Blondel, Aronson, 1999).

Специфический гидрорежим лиманов принципиально отличается от пойменного увлажнения. Поэтому характерные виды лиманов (растения и животные) лишь в качестве исключения встречаются в пойменных водоемах. Это в полной мере относится и к цингерии.

Отдавая должное уникальности и хрупкости природного комплекса лиманов необходимо помнить, что лиманы – объекты активной хозяйственной деятельности местного населения и традиционно играют исключительно важную роль в кормопроизводстве. Некоторые падины используются и как пашня. В настоящее время эти угодья приобретают все большую коммерческую ценность. Все это свидетельствует о больших сложностях, которые могут возникать при попытках придания этим территориям заповедного или заказного режима, т.к. это напрямую ущемляет жизненно важные права местного населения.

Ситуация осложняется ещё и тем, что многие лиманы указанной территории (в том числе почти все местообитания *Zingeria*, а также *Marsilea strigosa* – еще одного лиманного вида, находящегося под угрозой исчезновения) в 60–70-е годы XX века были мелиорированы, их границы обвалованы и эти территории теперь почти полностью утратили естественный гидрорежим.

В связи с этим актуальной является задача определения уровня неистощительного природопользования на лиманах, при котором реализация хозяйственных целей все же позволит поддерживать этот уникальный природный комплекс.

Разработка такого рода рекомендаций должна строиться на разносторонних исследованиях жизненной стратегии представителей комплекса, в первую очередь – наиболее чувствительных и особо ценных видов. Постоянный мониторинг и контроль за состоянием видов-индикаторов может позволить найти допустимый уровень нагрузок.

С этой целью нами были начаты работы по изучению влияния различных факторов, в т.ч. антропогенных нагрузок, на состояние популяций растений лиманов, подлежащих особой охране. Сведения об экологических показателях среды и состоянии популяций растений планируется накапливать в региональном Кадастре редких видов растений, формат которого разработан группой ученых при поддержке Экологического фонда Волгоградской области.

Сведения, сбор которых был начат в рамках долгосрочного мониторинга, позволили выявить некоторые ответные реакции редких растений лиманов на негативные изменения в среде обитания. Впоследствии из большого набора изучаемых параметров предполагается отобрать наиболее чувствительные и пригодные для использования при планировании природоохранных мероприятий.

В частности, в ходе исследований были отмечены некоторые ответные биоморфологические реакции цингерии на ухудшение условий обитания:

- уменьшение общих размеров растения;
- уменьшение относительной доли вегетативной зоны на побеге и упрощение её структуры;
- уменьшение количества побегов в зоне кущения с 4–5 (8) в норме до 1;
- уменьшение доли генеративных побегов на растении (от 4–5 до 1);
- возрастание относительных размеров генеративной части побега;
- уменьшение порядка ветвления боковых осей соцветия в 6–8 до 3–5;
- уменьшение количества колосков на побеге и возрастание доли недоразвитых и стерильных цветков;

Показательно, что схожие негативные реакции происходили в популяциях цингерии при прямо противоположных изменениях показателей среды. Так, с увеличением продолжительности искусственного заливания лимана, ростом увлажнения и увеличением плотности побегов основного доминирующего вида травостоя – *Elytrigia repens* – многие морфометрические показатели (соотношение основных частей побега, формирование боковых побегов, характер ветвления в вегетативной и генеративной части побега, продуктивность) изменялись так же, как при заметном иссушении местообитания или пастбищной дигрессии высокой степени. И это с учетом того обстоятельства, что *E. repens* – почти постоянный партнер цингерии в составе растительного покрова. Это свидетельствует о чрезвычайной узости экологической ниши, в которой растение достигает оптимального развития. Даже небольшие отклонения в условиях обитания вида приводят к резким колебаниям в морфологических и популяционных показателях. Так, наблюдения за динамикой морфологических характеристик, проведенные на лимане Б. Симкин в 2005 и 2007 гг., показали, что в неблагополучный по увлажнению год (2007) средняя плотность растений в наиболее благоприятной зоне лимана снизилась в 2 раза, средние линейные размеры растений – в три раза, количество колосков на побеге – в 3,5 раза.

Для анализа накопленных многомерных данных методами математической статистики и получения интегральной оценки состояния популяций растений в локальных местообитаниях, в т.ч. для целей управления, разработано специальное программное обеспечение (совместно с кафедрой математического анализа Волгоградского педуниверситета, рук. проекта И.И. Маглеванный). В основе анализа лежит процедура сопоставления данных по состоянию конкретной популяции с данными о наилучшем состоянии популяций вида в данной местности. Этот пакет программ будет применяться для обработки данных, поступающих в Кадастр редких видов, и использоваться для выявления популяций, находящихся в критическом состоянии.

Литература

Иванов А.Л. Цингерия Биберштейна (*Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. // Красная книга Ставропольского края. Ставрополь. 2002. Т. 1. С. 322.

Мамин В.Ф., Савельева Л.Ф. Лиманы – кладовые кормов. Волгоград. 1986. 144 с.

Сафонов Г.Е. Исследование *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) с Нижней Волги // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1267–1275.

Сафонов Г.Е. Интродукция цингерии Биберштейна на Нижней Волге // Бюл. ГБС. М. 1979. Вып. 111. С. 20–23.

Цвелев Н.Н., Жукова П.Г. О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 265–269.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л. 1976. 788 с.
Червона книга України. / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ. 1996. Т. 2. 608 с.
Blondel J., Aronson J. Biology and wildlife of Mediterranean region. Oxford. 350 с.

РАРИТЕТНАЯ ФРАКЦИЯ САМАРСКОЙ ФЛОРЫ

Конева Н.В., Сенатор С.А., Саксонов С.В.

Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН

Самарская область располагается на юго-востоке Восточно-Европейской равнины в среднем течении реки Волга на границе двух природных зон – лесостепной и степной. Территория области отличается большим разнообразием элементов рельефа, почв, характером увлажнения, что определяет видовое богатство растительного покрова: согласно современным данным (Сосудистые растения…, 2007), флора области насчитывает 1703 вида сосудистых растений.

Раритетным ядром флоры являются виды, занесенные в Красную книгу Самарской области (2007). Среди них – 258 видов покрытосеменных растений (из них 33 вида включены в Красную книгу РФ), 4 вида – голосеменных, 3 – плауновидных, 4 – хвощевидных, 14 – папоротниковидных, 7 – лишайников (1 вид включен в Красную книгу РФ), 8 – водорослей, 4 – грибов. Среди них присутствуют виды, находящиеся в Самарской области на границе ареала (148 видов), либо являются эндемиками различного уровня (69 видов, из них 10 – узколокальные). Еще одна группа видов представляет собой реликтовый элемент флоры (38 видов).

Все раритетные виды распределены по категориям редкости в соответствии с оригинальной шкалой, разработанной в Институте экологии Волжского бассейна РАН (Саксонов, Розенберг, 2000), сочетающей встречаемость вида и динамику его численности. Эти категории, с определенной долей допущения, соответствуют категориям редкости, приведенным в Красной книге Российской Федерации (2005). Ниже приводим данные о распределение таксонов растений, лишайников и грибов, занесенных в Красную книгу Самарской области по принадлежности к категориям статуса редкости, проиллюстрировав их наиболее яркими представителями:

I – таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения:

крайне редких видов с неизвестной тенденцией численности (1/0) – 25: *Allium delicatulum* Siev. ex Schult. et Schult. fil., *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *Matthiola fragrans* Bunge, *Nymphaea tetragona* Georgi, *Onosma volgensis* Dobrocz., *Helianthemum cretaceum* (Rupr.) Juz. ex Dobrocz. и др.;

крайне редких видов, резко снижающих численность (1/А) – 22: *Allium caspium* (Pall.) Bieb., *A. obliquum* L., *Argusia sibirica* (L.) Dandy, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Argusia sibirica* (L.) Dandy, *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Juniperus communis* L., *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Scrophularia umbrosa* Dumort и др.;

крайне редких видов, плавно снижающих численность (1/Б) – 21: *Circaea alpina* L., *Cotoneaster alaunicus* Golits, *Drosera rotundifolia* L., *Euphorbia zhiguliensis* Prokh., *Herminium monorchis* (L.) R. Br., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Stipa anomala* P. Smirn., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. и др.;

крайне редкий вид с численностью, колеблющейся по годам (1/В) – *Knautia tatarica* (L.) Szabó;

крайне редких видов со стабильной численностью (1/Г) – 24: *Anemonoides* × *korsginskyi* Saksonov et Rakov, *Calla palustris* L., *Cerastium zhiguliense* S. Saksonov, *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Delphinium subcuneatum* Tzvel., *Gypsophila zhegulensis* A. Krasnova, *Helianthemum zheguliense* Juz. ex Tzvel., *Hylotelephium* × *zhiguliense* Tzvel., *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Trachonitum sarmatiense* Woodson и др.;

крайне редкий вид с тенденцией к росту численности (1/Д) – *Crataegus volgensis* Pojark.;

очень редкие виды, резко снижающие численность (2/А): *Menyanthes trifoliata* L., *Pinus sylvestris* L. (самаролукская популяция);

очень редких видов, плавно снижающих численность (2/Б) – 9: *Carex lasiocarpa* Ehrh., *Eriophorum gracile* Koch, *E. polystachion* L., *Euphorbia uralensis* Fisch. ex Link, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Limonium caspicum* (Boiss.) O. Kuntze, *Tulipa biflora* Pall., *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult fil., *T. gesneriana* L.;

очень редкие виды с численностью, колеблющейся по годам (2/В) – *Arabidopsis toxophylla* (Bieb.) N. Busch., *Veronica officinalis* L.;

очень редких видов со стабильной численностью (2/Г) – 25: *Asplenium ruta-muraria* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC., *Iris aphylla* L., *Palimbia turgaica* Lipsky ex Woronow, *Pholiurus pannonicus* (Host) Trin., *Thymus zheguliensis* Klok. et Schost., *Trinia hispida* Hoffm. и др.;

II – таксоны, сокращающиеся в численности:

весьма редких видов, резко снижающих численность (3/А) – 5: *Glycyrrhiza glabra* L., *Lotus zhegulensis* Klok., *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *Parnassia palustris* L., *Plantago maxima* Juss. ex Jacq.;

весьма редких видов, плавно снижающих численность (3/Б) – 11: *Astragalus sulcatus* L., *Comarum palustre* L., *Crambe tatarica* Sebeòk, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Mercurialis perennis* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Salix rosmarinifolia* L., *Tanacetum sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel., *T. uralense* (Krasch.) Tzvel.;

редких видов, плавно снижающих численность (4/Б) – 9: *Artemisia salsoloides* Willd., *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult et Schult.fil., *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC., *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. korshinskyi* Roshev., *S. tirsa* Stev., *S. zalesskii* Wilensky, *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil.;

III – редкие таксоны:

очень редких видов с неизвестной тенденцией численности (2/0) – 22: *Alchemilla nemoralis* Alech., *Carex limosa* L., *Ceratophyllum submersum* L., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *Oxytropis hippolyti* Boriss., *Rubia tatarica* (Trev.) Fr. Schmidt, *Salvia glutinosa* L., *Viola tanaitica* Grosset и др.;

весьма редких видов с численностью, колеблющейся по годам (3/В) – 6: *Carex bohemica* Schreb., *Elatine hydropiper* L., *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk., *Salvinia natans* All., *Suaeda prostrata* Pall., *Syrenia cana* (Pall. et Mitt.) Neilr.;

весьма редких видов со стабильной численностью (3/Г) – 27: *Atraphaxis frutescens* (L.) C.Koch, *Cypripedium calceolus* L., *Dianthus volgicus* Juz., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *Lepidium coronopifolium* Fisch. ex Ledeb., *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Onosma polychroma* Klok. ex M. Pop., *Primula macrocalyx* Bunge, *Thymus bashkiriensis* Klok. et Schost. и др.;

редких видов со стабильной численностью (4/Г) – 15: *Astragalus cornutus* Pall., *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn, *Ferula caspica* Bieb., *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm, *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Viola riviniana* Reichenb. и др.;

условной редкий вид, резко снижающий численность (5/А) – *Pulsatilla patens* (L.) Mill;

условно редких видов, плавно снижающих численность (5/Б) – 12: *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. Presl, *Stipa pulcherrima* C. Koch, *Trollius europaeus* L., *Valeriana wolgensis* Kazak. и др.;

IV – таксоны с неопределенным статусом:

весьма редких видов с неизвестной тенденцией численности (3/0) – 8: *Camphorosma monspeliaca* L., *C. songorica* Bunge, *Carex disticha* Huds., *C. ericetorum* Poll., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Linaria incompleta* Kuprian., *Medicago cancellata* Bieb., *Najas marina* L.;

редкий вид с неизвестной тенденцией численности (4/0) – *Cicuta virosa* L.;

5/В – условно редкий вид с численностью, колеблющейся по годам – *Ranunculus polyphyllus* Waldst. et Kit. ex Willd.;

V – восстанавливаемые в численности таксоны:

условно редких видов со стабильной численностью (5/Г) – 56: *Astragalus zingeri* Korsh., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Campanula wolgensis* P. Smirn., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Daphne mezereum* L., *Dictamnus caucasicus* (Fisch. et C.A. Mey.) Grossh., *Ephedra distachya* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Scabiosa isetensis* L., *Thymus cimicinus* Blim ex Ledeb/ и др.

Экологи, негативно относящиеся к идее создания Красных книг, утверждают об абсурдности учета редких видов в условиях административных границ. Понимая эту проблему, в Красной книге Самарской области совмещено два подхода к выявлению раритетов: административный (поскольку Книга – официальный документ) и природно-территориальный. Это вызвано необходимостью эффективного проведения мониторинга редких и уязвимых таксонов, а также совершенствованием природоохранных мероприятий (управлением).

Попытка организации флористической информации на ландшафтной основе впервые была предпринята С.В. Саксоновым (1999). Современные данные о распределении редких и уязвимых видов растений (за исключением водорослей), лишайников и грибов по ландшафтным районам приведены в таблице.

Количество раритетных таксонов флоры по ландшафтным районам Самарской области и их отношение к общему числу видов

Ландшафтный район	Общее число видов	Количество раритетных таксонов	% от общего числа видов
Бугульминский	1020	41	4,0
Жигулевский	1395	175	12,5
Иргизский	1047	85	8,1
Кондурчинский	970	35	3,6
Мелекесско-Ставропольский	990	74	7,5
Самаро-Кинельский	1165	67	5,7
Свияго-Усинский	1435	173	12,0
Сокский	1279	154	12,0
Сыртовой	1291	75	5,8
Чагринский	1170	59	5,0
Южно-Сызранский	1120	22	1,9

Индивидуальность каждого из ландшафтных районов определяется характерными видами, которые являются дифференцирующими для района. Так, в Иргизском ландшафтном районе это будут *Allium delicatulum* Siev. ex Schult. et Schult. fil., *Centaurea taliewii* Kleop., *Elytrigia pruinifera* Nevski, *Euphorbia undulata* Bieb., *Rindera tetraspis* Pall., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Tulipa biflora* Pall., *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil.

В Жигулевском – *Anemonoides* × *korsginskyi* Saksonov et Rakov, *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hueb., *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Asplenium trichomanes* L., *Buschia lateriflora* (DC.) Ovcz., *Cerastium zhiguliense* S. Saksonov, *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Circaea alpina* L., *C. lutetiana* L., *Delphinium subcuneatum* Tzvel., *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann, *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb., *Digitalis grandiflora* Mill., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G.Kunze) Kurata, *Equisetum* × *trachyodon* A. Br., *Euphorbia zhiguliensis* Prokh., *Festuca wolgensis* P. Smirn., *Gagea mirabilis* Grossh., *Gypsophila zheguliensis* A. Krasnova, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *H. zheguliense* Juz. ex Tzvel., *Hylotelephium* × *zhiguliense* Tzvel., *Juniperus sabina* L., *Knautia tatarica* (L.) Szabó, *Lactuca quercina* L., *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Neckera pinnata* Hedw., *Parietaria micrantha* Ledeb., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Pinus sylvestris* L., *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.

Для Свияго-Усинского ландшафтного района дифференцирующими видами являются *Anthemis trotzkiana* Claus, *Asperula exasperata* V. Krecz. ex Klok., *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *Carex limosa* L., *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Cotoneaster alaunicus* Golits., *Diplotaxis cretacea* Kotov, *Helianthemum cretaceum* (Rupr.) Juz. ex Dobrocz., *Juniperus communis* L., *Iris aphylla* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Lycopodium clavatum* L., *Matthiola fragrans* Bunge, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Nymphoides peltata* (S.G. Gmel.) O. Kuntze, *Onosma volgensis* Dobrocz., *Oxycoccus palustris* Pers., *Peganum harmala* L., *Polypodium vulgare* L., *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Ranunculus gmelinii* DC., *Scrophularia umbrosa* Dumort., *Thymus cimicinus* Blim ex Ledeb, *T. dubjanskii* Klok. et Schost., *Trachonitum sarmatiense* Woodson, *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Viola epipsila* Ledeb.

Для Сокского района – *Cacalia hastata* L., *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Crambe tataria Sebeòk*, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Herminium monorchis* (L.) R. Br., *Lathyrus litvinovii* Iljin, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Thymus bashkiriensis* Klok. et Schost.

В Сыртовом районе это *Centaurea sibirica* L., *Ranunculus meyerianus* Rupr., *Tragopogon dasyrhynchus* Artemcz.

Для Мелекесско-Ставропольского района дифференцирующим является лишь один вид – *Calla palustris* L.

В Бугульминском, Кондурчинском, Самаро-Кинельском, Чагринском и Южно-Сызранском ландшафтных районах дифференцирующие виды отсутствуют. Раритетные таксоны, встречающиеся в перечисленных районах характерны так же для соседних ландшафтных выделов, однако в силу своих характерных особенностей, они вполне отражают специфику данных территорий.

Литература

Сосудистые растения Самарской области: учебное пособие / Под ред. А.А. Устиновой и Н.С. Ильиной. Самара: ООО «ИПК «Содружество», 2007. 400 с.

Саксонов С.В. Особенности территориального распределения редких растений Самарской области // Изучение и охрана биологического разнообразия природных ландшафтов Русской равнины: Сб. м-лов Междунар. науч. конф., Пенза, 1999. С. 136–139.

Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие и исчезающие виды растений, лишайников и грибов / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 372 с.

Саксонов С.В., Розенберг Г.С. Организационные и методические аспекты ведения региональных Красных книг. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 164 с.

Приказ Министерства природных ресурсов Российской Федерации «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)» № 289 от 25.10.1005 г.

РОЛЬ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СЕБЕЖСКИЙ» В СОХРАНЕНИИ ФЛОРЫ ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Конечная Г.Ю.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Национальный парк «Себежский» (НПС) организован в 1996 г., расположен в юго-западной части Псковской области в Себежском административном р-не и примыкает к границам России с Латвией и Белоруссией.

НПС расположен в зоне хвойно-широколиственных лесов. Почти половина его территории покрыта сосновыми лесами, среди которых преобладают зеленомошно-черничные. Ельники и хвойно-широколиствен-

ные леса занимают меньшие площади. Среди болот есть довольно крупное верховое болото Копот и многочисленные переходные и низинные болота, в основном, небольшие по площади и примыкающие к берегам озер, речек и ручьев. В пределах НПС находится 86 озёр.

Первые гербарные сборы с этой территории относятся к 1887 г. На кафедре ботаники Санкт-Петербургского государственного университета хранится гербарий, собранный Беляницким-Бирулей близ Себежа во время поездки по Витебской губернии, к которой в то время относилась южная часть Псковской области. В 1962–65 г. здесь проводились флористические работы студентами кафедры ботаники Ленинградского университета под руководством Н.А. Миняева и В.М. Шмидта. Результаты этих работ были использованы при подготовке «Конспекта флоры Псковской области» (1970).

Планомерное исследование флоры Национального парка началось в 1997 г. и продолжается по сей день. В этой работе, кроме автора принимают участие сотрудники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и студенты кафедры ботаники СПбГУ, с 1999 г. проходящие на базе НПС практику по местной флоре. Каждый полевой сезон приносит новые находки, которые часто это оказываются новыми для всей Псковской области.

Сейчас список флоры сосудистых растений Национального парка «Себежский» насчитывает 846 видов, что составляет почти 2/3 флоры всей Псковской области, составляющей, по нашим данным, 1307 видов (без апомиктических видов лютиков и одуванчиков, а также не дичающих культурных растений).

Из видов, охраняемых в Российской Федерации (Приказ..., 2005) во флоре НПС отмечены *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *Liparis loeselii* (L.) Rich. и *Aldrovanda vesiculosa* L. Первый из них довольно часто встречается на сырых лугах в парке, второй известен только с одного болота близ оз. Бронье, где был впервые найден М.С. Боч в 1978 г. (Боч, Смагин, 1993) и повторно обнаружен нами в 2006 г. Альдрованда обитает в озерах Долгое и Березвица, впервые была найдена в 2002 г. (Конечная, 2003) и пока больше нигде в Псковской области не известна.

Из числа охраняемых в Псковской обл. в НПС произрастают 62 вида (Национальный …, 2005), но в этот перечень, утвержденный еще в 1979 г., входят не только редкие виды, но и декоративные и лекарственные. Действительно редки в НПС из этого списка следующие виды: *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. & Mohr, *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Cyperus fuscus* L., *Eremogone procera* (Spreng.) Reichenb., *Silene borysthenica* (Grun.) Walters, *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Dracocephalum ruyschiana* L. и др. (Конечная, 2000, 2001).

Другие охраняемые в области виды на территории парка довольно обычны: *Betula humilis* Schrank, *Dianthus arenarius* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Daucus carota* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Chimaphila umbellata* (L.) Barton и др.

В результате флористических исследований последних 10 лет на территории НПС выявлено много редких и новых для флоры области видов, которые формально охраняемыми не являются, хотя некоторые из них внесены в Красные книги в соседних государствах – Латвии и Белоруссии.

Прежде всего это виды, произрастающие в сосняках или на песчаных – *Cerastium semidecandrum* L., *Silene otites* (L.) Wibel, *Potentilla arenaria* Borkh.

К редким относятся несколько видов водных растений: *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Najas marina* L., *N. major* All., *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Batrachium pseudofluitans* (Syme) Nym, *Utricularia australis* R.Br., *Berula erecta* (Huds.) Cov. Причем 4 из них больше нигде в Псковской области не встречаются.

Особую группу составляют растения, приуроченные к карбонатным почвам, а потому не повсеместные: *Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr., *Arabis sagittata* (Bertol.) DC., *Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce, *Gentiana cruciata* L., *Gentianella amarella* (L.) Boern., а также представители семейства осоковых *Eleocharis quinqueflora* (F.X. Hartm.) O. Schwarz и *Scirpus tabernaemontani* C.C. Gmel. Многие из этих видов обнаружены только в заброшенном Мальковском карьере.

Редкими являются несколько видов осок, имеющих разную экологическую приуроченность: *Carex disticha* Huds., *C. flacca* Schreb., *C. muricata* L., *C. ornithopoda* Willd., *C. remota* L., *C. rhizina* Blytt ex Lindbl., *C. rhynchophysa* C.A. Mey.

Исключительно редкими оказались *Juncus capitatus* Weig. и *Galeopsis pubescens* Bess., всего второй раз найденные в Псковской области, причем с перерывом более чем в 100 лет.

Следует отметить ряд видов нередких в Псковской области в целом, но исключительно редких в ее южных районах. К этой категории относятся *Trollius europaeus* L., *Geranium sylvaticum* L., *Centaurea phrygia* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC. Эти виды находятся здесь вблизи южных пределов своего распространения.

Таким образом, роль НПС в сохранении флоры Псковской области исключительно велика. Это подтверждается наличием на его территории редких видов не только сосудистых растений, но и водорослей, мхов, грибов и лишайников.

Литература

Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб. 1993. 223 с.

Конечная Г.Ю. Редкие виды сосудистых растений Псковской области в национальном парке «Себежский» // Труды СПбНИИЛХ. Вып. 3 (4). Национальные парки. СПб. 2000. С. 56–60.

Конечная Г.Ю. Редкие и охраняемые виды сосудистых растений // Биоразнообразие и редкие виды национального парка «Себежский». СПб. 2001. С. 237–245. (Труды СПбОЕ. Сер. 6. Т. 4).

Конечная Г.Ю. Альдрованда пузырчатая *Aldrovanda vesiculosa* L. – новый вид национального парка «Себежский» и Псковской области // Природа Псковского края. 2003. Вып. 15. С. 40.

Конспект флоры Псковской области / Под ред. Н.А. Миняева. Л. 1970. 176 с.

Национальный парк «Себежский» (Псковские особо охраняемые природные территории федерального значения. Вып. 1) / Под ред. В.Ю. Мусатова и С.А. Фетисова. Псков. 2005. 283 с.

Приказ МПР России от «25» октября 2005 № 289. Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Коркишко Р.И.[1], Кожевникова З.В.[2] , Кожевников А.Е.[2]

[1] пос. Приморский, Государственный природный заповедник «Кедровая Падь» ДВО РАН
[2]Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Юго-западное Приморье (ЮЗП) – один из наиболее богатых и уникальных во флористическом отношении районов Приморского края (Коркишко, 1986; Кожевников и др., 2005). По геоморфологическим признакам и характеру растительного покрова территория ЮЗП хорошо выделяется от остальной части южного Приморья по водоразделу между реками Грязная и Ананьевка. Расположение этого района на границе с Кореей и Северо-Восточным Китаем, а также связи этой территории с Японией в геологическом прошлом определяют основные особенности его флоры.

Природная флора ЮЗП в настоящее время представлена 1453 видами сосудистых растений относящихся к 603 родам и 150 семействам, что составляет 55,0% флоры Приморского края. Аборигенная флора ЮЗП насчитывает 1306 видов из 533 родов и 148 семейств. Комплекс адвентивных растений представлен 147 видами, т.е. уровень адвентизации флоры здесь составляет 10,1%. Если в южном Приморье и Приморском крае в целом, этот показатель достигает соответственно 22,5% и 21,7%, то в сравнении с другими территориями российского Дальнего Востока (РДВ): Амурская область (10,1%), Хабаровский край (12,2%), Еврейская автономная область (9,98%), степень адвентизации флоры ЮЗП значительна (Кожевников, 2003а; Кожевников и др., 2005).

В 10 наиболее крупных семействах семейственно-видового спектра аборигенной флоры ЮЗП содержится 667 видов сосудистых растений, что составляет более половины флоры ЮЗП (51%). 41 семейство представлено одним видом, 76 семейств – одним родом, что указывает на ее относительное разнообразие и неморальный характер.

В сравнении с аборигенной флорой Приморского края (Кожевников, 2003б), семейственно-видовой спектр которой может рассматриваться как эталонный (Хохряков, 2000), во флоре ЮЗП сходно ведут себя семейства *Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*. На один ранг выше во флоре ЮЗП роль семейства *Ranunculaceae*, на четыре ранга выше роль семейства *Fabaceae* и лишь на один ранг ниже роль семейств *Rosaceae*, *Polygonaceae* и на два ранга ниже роль семейства *Lamiaceae*.

Отличительной чертой флоры ЮЗП служит повышенное участие видов семейства *Orchidaceae*, которое здесь занимает 11-е место, против его положения в семейственно-видовом спектре флоры Приморского края, где оно занимает 13-е место. Богато представлены семейства *Scrophulariaceae* и *Violaceae*, которые содержат равное число видов и занимают соответственно 12-е и 13-е места.

Повышенная роль семейств *Ranunculaceae*, *Fabaceae* и *Orchidaceae*, а также значительное участие представителей семейств *Apiaceae* (38 видов), *Aceraceae* (8) и *Araliaceae* (7) характеризуют флору ЮЗП как неморальную и отражают ее тесные связи с более южными флорами Маньчжурской флористической провинции (Тахтаджян, 1978) и Юго-Восточной Азии. Подтверждением тому служит также присутствие во флоре ЮЗП тропического семейства *Loganiaceae* (род *Mitrasacme*) и ряда других реликтов теплоумеренной и субтропической флоры.

10 ведущих родов флоры охватывают 221 вид, или 17,0% всей флоры. Сравнительный анализ родового спектра аборигенной флоры ЮЗП с аналогичными данными по флоре РДВ в целом (Кожевников, 2003а), а

также Приморья и Приамурья (Воробьев и др., 1966), Маньчжурии (Kitagawa, 1979) и Кореи (Lee, 1993) позволяет выявить некоторые характерные особенности таксономического разнообразия сосудистых растений этой территории.

Во всех сравниваемых флорах ведущее место занимает род *Carex*, но если долевое его участие в сложении флоры РДВ составляет 7,05% (260 видов), то сравнение с флорами более умеренных территорий Дальнего Востока, расположенных в основном в пределах Маньчжурской флористической провинции, показывает близкое в процентном отношении участия видов рода *Carex* в сложении их флор: 6,4% (98 видов) – Приморье и Приамурье, 4,5% (126) – Маньчжурия (северо-восточный Китай) и 4,5% (131) Корея. Эти данные, по нашему мнению, указывают на преимущественно неморальный характер представителей рода *Carex*, произрастающих в ЮЗП.

Аналогично проявляет себя род *Viola* (24 вида – 1,84%), который занимает второе место в спектре. В этом роде наблюдается явная тенденция к увеличению его видового разнообразия в приокеанических районах Восточной Азии, где расположен один из центров видового разнообразия фиалок. Роль рода *Viola* в сложении флор в дальневосточном секторе западной Пацифики выглядит следующим образом: РДВ – 9–10-е место, 50 видов, долевое участие – 1,36%, Приморье и Приамурье – 3-е (33 – 2,1%), Маньчжурия – 3-е (40 – 1,8%) и Корея – 2-е (44 – 1,39%). Эти данные подчеркивают наиболее тесные связи флоры ЮЗП именно с флорой Кореи, а не северо-восточного Китая. Похожую, но не столь явно выраженную тенденцию обнаруживают также роды *Salix* и *Saussurea*.

Напротив, на примере родов *Aconitum* и *Artemisia* прослеживаются наиболее тесные связи флоры ЮЗП с флорой северо-восточного Китая, данные по таксономическому разнообразию которых выглядят следующим образом: РДВ – *Aconitum* – 12–13-е место (37 – 1,00%) и *Artemisia* – 4-е (63 – 1,71%), Приморье и Приамурье – *Aconitum* – 4-е (27 – 1,75%) и *Artemisia* – 2-е (35 – 2,27%), Маньчжурия – *Aconitum* – 4-е (36 – 1,33%) и *Artemisia* – 2-е (54 – 1,99%), Корея – *Aconitum* – 9–10-е (23 – 0,73%) и *Artemisia* – 7-е (26 – 0,82%). Приведенные данные свидетельствуют о том, что тенденции изменения видового разнообразия в роде *Aconitum* указывают на более тесные связи флоры ЮЗП с Восточной Азией, где этот род представлен наиболее богато. А на примере в целом бореального рода *Artemisia* хорошо прослеживается влияние флоры Северной и Центральной Азии, где наблюдается повышенное разнообразие видов полыни (Крашенинников, 1946).

Вполне закономерно, что наиболее характерный для горных территорий Субарктики род *Saxifraga* во флоре ЮЗП представлен тремя видами и в родовом спектре занимает 104-е место. Тогда как в родовом спектре флоры Хабаровского края он занимает 2-е место (41 вид – 2,0%), во флоре РДВ – 3-е (70 – 1,90%), во флоре Приморья и Приамурья соответственно 10–12-е (15 – 0,97%). Также, слабо представленные роды *Astragalus* (4 вида), *Oxytropis* (2 вида), *Draba* (1 вид) и отсутствие представителей родов *Empetrum*, *Vaccinium*, *Oxycoccus*, *Linnaea* и других, подчеркивает бедность флоры нашего региона бореальными видами.

Большую часть родового спектра составляют роды с малым числом видов. Родов с одним видом насчитывается 298, с двумя – 89, что также подчеркивает неморальный характер и восточноазиатские черты флоры. В их числе субтропические и тропические роды – *Mitrasagme*, *Belamcanda*, *Deinostema*, *Lipocarpha*, *Parthenocissus*, *Pueraria*, *Streptolirion* и *Zoysia*, а также эндемичные или гемиэндемичные для Восточноазиатской флористической области (*Pleurosoriopsis*, *Kalopanax*, *Maackia*, *Phellodendron*) и характерные для ее Маньчжурской провинции (*Taxus*, *Actinidia*, *Schisandra*, *Schizopepon*). Наличие во флоре ЮЗП представителей субтропических и тропических родов – характерная особенность, отличающая ее от других территорий южной части РДВ.

Анализ адвентивного комплекса флоры ЮЗП подчеркивает общие закономерности, присущие флорам РДВ и Приморья, где ведущими по числу видов являются семейства *Asteraceae* и *Poaceae*. Семейство *Brassicaceae*, которое служит хорошим показателем антропогенных изменений во флорах юга РДВ, во флоре ЮЗП занимает 4-е место (13 видов – 8,84%), во флоре Приморья – 3-е место (56 – 9,81%). Самыми многочисленными являются роды *Potentilla* (7 видов), *Vicia* (4), *Trifolium* (4). Большинство адвентивных видов уже натурализовались на территории ЮЗП, а такие виды как *Chaenorhinum minus* (L.) Lange, *Potentilla approximate* Bunge, *Potentilla multifida* L., занесенные в последние годы, представлены одиночными растениями.

Отмеченные особенности флоры ЮЗП определяют высокую степень ее уязвимости. Так из 77 видов, включенных в Красную книгу РСФСР (1988) и представленных в Приморском крае, 48 встречаются в ЮЗП. Для включения в Красную книгу Приморского края рекомендовано 203 вида сосудистых растений, из которых 111 (54,6%) отмечены на этой территории. Особый интерес и значимость представляют 42 вида из 26 семейств, представленных в РФ только в пределах этой территории (или едва выходящих за границы ЮЗП) и произрастающих здесь на северном пределе распространения, а также эндемичных и гемиэндемичных растений Приморья.

Многие их этих видов известны здесь из уникальных или единичных местонахождений, а 24 – уже включены в готовящуюся к изданию Красную книгу Приморского края. Из одного местонахождения известны 17 видов: *Hypericum laxum* (Blume) Koidz., *Mitrasacme indica* Wight, *Streptolirion volubile* Edgew., *Utricularia coerulea* L. и др. Из двух местонахождений известны 7 видов: *Atragene koreana* (Kom.) Kom., *Carex holotricha* Ohwi, *Hierochloe helenae* Probat., *Zoysia japonica* Steud. и др. Три местонахождения и более отмече-

ны для 19 видов: *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch., *Rhododendron schlippenbachii* Maxim., *Viola chassanica* Korkischko и др.

Территория ЮЗП одной из первых подверглась антропогенному воздействию уже на ранних стадиях освоения Приморья в конце XIX-го – начале XX-го веков. Учитывая перспективу дальнейшего хозяйственного освоения территории ЮЗП (реконструкция автомобильной и железной дорог, строительство высоковольтной электролинии, сдача в аренду земель, интенсивное использование рекреационных зон), необходимо усилить эффективность существующей здесь сети ООПТ. Многолетние наблюдения за состоянием популяций редких видов, нуждающихся в охране, позволили выделить три группы видов, заслуживающих срочных и эффективных мер охраны. Под угрозой полного уничтожения находятся 37 видов, у 42 видов сокращается численность популяций и стоит угроза уничтожения местообитаний под воздействием пожаров и других антропогенных факторов, 69 видов могут исчезнуть при незначительном неблагоприятном изменении условий произрастания из-за низкой численности популяций и ограниченности территории их обитания. В течение последних лет, несмотря на специальные исследования, в ЮЗП не обнаружены *Barnardia japonica* (Thunb.) Schult. et Schult. (*Scilla scilloides* (Lindl.) Druce) и *Nymphoides coreana* (Lévl.) Hara. Выявлено 36 наиболее крупных рефугиумов, где сконцентрировано около 90% нуждающихся в охране видов сосудистых растений.

Как известно наиболее действенную охрану редких видов растений и всего природного комплекса в целом осуществляют ООПТ. В первую очередь, это государственные природные заповедники. В ЮЗП расположены два биосферных заповедника – «Кедровая Падь» и «Дальневосточный морской». Под их охраной находятся более 1170 видов растений, из которых 143 не встречаются в других заповедниках Приморского края (Кожевников, Кожевникова, 2004). Кроме того, заповедник «Кедровая Падь» с трех сторон окружает федеральный зоологический заказник «Барсовый», а небольшой участок в северной части ЮЗП, входит в состав заказника «Борисовское плато». В ЮЗП представлено 40 памятников природы разного статуса и назначения.

Несмотря на то, что в ЮЗП создана самая насыщенная на юге РДВ система ООПТ (как по количеству, так и процентному отношению площади), проблема сохранения природного генофонда уникальной и своеобразной его флоры остается все еще не решенной. Частые и повторяющиеся пожары приводят к деградации и уничтожению лесных сообществ, сокращению численности и площади произрастания редких видов. Либерализация режима природопользования в приграничной полосе, находящейся за линией инженерно-технических сооружений, в том числе и в заказнике «Барсовый» привела к тому, что эта территория начала осваиваться китайскими браконьерами, расширился доступ людей и с российской стороны с целью заготовки древесины. Ведомственная разобщенность ООПТ, низкий природоохранный статус заказников, почти полное отсутствие охраны существующих памятников природы влекут за собой необратимые последствия для флоры ЮЗП.

Из всех существующих проектов по оптимизации и усилению эффективности сети ООПТ в ЮЗП, наиболее значимым представляется проект, предполагающий объединение заказников «Барсовый» и «Борисовское плато» и создание на их основе национального природного парка федерального уровня. В дальнейшем предусмотрено создание биосферного трансграничного резервата, ядром которого станет биосферный заповедник «Кедровая Падь», который объединит вокруг себя вновь созданный национальный парк, а также соседние особо охраняемые природные территории Китая и Северной Кореи.

Литература

Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 492 с.

Кожевников А.Е. Биологическое разнообразие сосудистых растений российского Дальнего Востока: основные флористико-систематические параметры // Вестник ДВО РАН. 2003а. № 3. С. 39–53.

Кожевников А.Е. Сосудистые растения Приморского края: флористико-таксономическая структура биоразнообразия и современное состояние его охраны // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества. Барнаул, 2003б. Т. 1. С. 350–352.

Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. Эффективность охраны сосудистых растений Приморья и Приамурья на заповедных территориях // Вестник ДВО РАН. 2004. № 4. С. 8–22.

Кожевников А.Е., Коркишко Р.И., Кожевникова З.В. Состояние и проблемы охраны флоры юго-западной части Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 2005. Вып. 51. С. 101–123.

Коркишко Р.И. Сосудистые растения Хасанского района и охрана их генофонда (Приморский край): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток, 1986. 22 с.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.

Крашенинников И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 87–196.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 1–11.
Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.
Lee T.B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p. (На кор. яз.).

КЛЮЧЕВЫЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ТЕРРИТОРИИ КРЫМА

Крайнюк Е.С.

Ялта, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр УААН, природный заповедник «Мыс Мартьян»

Международная программа «Ключевые ботанические территории» (Important Plant Areas – IPA), принятая в 2001 г. на 3-й конференции Planta Europa в Чехии, создана для сохранения в Европе наиболее ценных территорий произрастания видов растений международного значения, эндемиков и их биотопов. В 2002 г. в Гааге на VI Конференции стран Конвенции по биологическому разнообразию (CBD) была принята Глобальная стратегия сохранения растений, согласно которой до 2010 г. необходимо взять под охрану 50% территорий, наиболее ценных для сохранения растительного мира, составить списки территорий с наибольшим видовым богатством и их местопроизрастаний и территорий, на которых растениям и их местопроизрастаниям угрожает наибольшая опасность. Ключевая ботаническая территория определяется «как природный или полуприродный участок с богатым фиторазнообразием, уникальное сообщество редких, исчезающих, эндемичных видов растений или ценный фитоценоз». Целью этой программы является выявление на основе единых критериев и сохранение как системы наиболее ценных для сохранения в Европе объектов растительного мира. Основная задача программы – стандартизированная на международном уровне инвентаризация растительного мира и создание международной базы данных IPA (Андерсон, 2003; Андриенко, Онищенко, 2004, 2007). Украина подключилась к выполнению этой программы и сейчас находится на этапе выявления возможностей применения и разработки этой программы, уточнения стандартизации методики организации ценных ботанических территорий. Создание базы данных IPA в Украине предусматривает адаптацию критериев их выделения в европейских государствах к условиям своей страны и включает составление списков индикаторных видов типов биотопов Украины и уточнение классификации биотопов, в первую очередь редких, в системе EUNIS (European Nature Information System) (Андриенко, Онищенко, 2004, 2007; Бойко, Бойко, 2004).

Ключевые ботанические территории выделяются по трем основным критериям: A (виды под угрозой), B (видовое богатство), C (охраняемые биотопы). По критерию A на территории должна быть значительная популяция или несколько видов растений, ценных в мировом или европейском масштабе. Этому критерию отвечают 4 группы видов: подкритерий I – виды Красного списка МСОП, подкритерий II – виды из Дополнения I Бернской конвенции и Европейского Красного списка, подкритерий III – наличие «национальных эндемиков», распространенных только в границах одной страны, подкритерий IV – наличие «национальных субэндемиков» (узкоареальных видов), оказавшихся под очевидной угрозой и распространенных в двух-трех странах. По критерию B необходима оценка числа видов из специальных списков индикаторных видов биотопов по классификации EUNIS. По этому критерию в IPA включаются участки, на которых выявлено не менее 15 видов из этого списка; территории должны характеризоваться богатой флорой в своей биогеографической зоне. Для оценки по критерию C используются списки биотопов, подлежащих охране, из Дополнения I Директивы по биотопам и Резолюции 4 Бернской конвенции: подкритерий I – приоритетные биотопы, подкритерий II – другие биотопы. Одна и та же ключевая ботаническая территория может одновременно отвечать разным критериям, а в одной группе критериев быть территорией для охраны нескольких видов или биотопов (Андриенко, Онищенко, 2007).

Сеть IPA – это система стандартизированных инвентаризационных данных и природоохранных рекомендаций, которые должны и могут реализовываться в объектах природно-заповедного фонда. Придание статуса IPA природно-заповедным объектам даст возможность повысить степень сохранности территории и уточнить режим ее охраны. Поэтому в Украине необходимо провести оценку природно-заповедных территорий по критериям соответствия IPA (Каталог…, 2002; Андриенко, Онищенко, 2004, 2007).

Крым в силу разнообразия и высокой фрагментарности растительного покрова имеет высокий уровень фиторазнообразиия и некоторые из его территорий, безусловно, могут соответствовать критериям ключевых ботанических территорий Украины. Поскольку одним из заданий по созданию ключевых ботанических территорий в Украине является оценка уже существующих природно-заповедных территорий по критериям IPA, мы попытались определить соответствие им одного из таких объектов.

В качестве одной из вероятных ключевых ботанических территорий можно рассматривать территорию природного заповедника «Мыс Мартьян». Эта территория имеет правовой государственный статус заповедника и входит в состав природно-заповедного фонда Украины. Уникальность этой территории связана с ее местоположением на Южном берегу Крыма (вблизи г. Ялта) – северной границе Средиземноморской флори-

стической области. Это одна из немногих в Украине территорий, где на площади 240 га сохранились типичные приморские субсредиземноморские ландшафты с реликтовыми высокомножжевеловыми лесами и акваторией Черного моря (Шеляг-Сосонко, Дидух, Молчанов, 1985). Поскольку такие ландшафты в Украине представлены только на Южном берегу Крыма, территория заповедника может представлять собой ключевую ботаническую территорию, характеризующую типичный растительный покров этого региона Украины.

Создание ключевой ботанической территории в заповеднике «Мыс Мартьян» соответствует, на наш взгляд, всем трем критериям IPA.

Критерий А предусматривает сохранение редких видов. Раритетный фитофонд заповедника представлен 40 видами высших растений, из которых 6 видов включены в Красный список МСОП, 7 – в Европейский Красный список (ЕКС), 7 – в Бернскую конвенцию (БК), 13 видов – эндемики Крыма (по: Ена, 2001) (Европейский…, 1992; Мосякин, 1999; Крайнюк, 2001, 2005).

В списки МСОП и ЕКС включены 3 вида: капуста крымская (*Brassica sylvestris* sp. *taurica*), кизильник крымский (*Cotoneaster tauricus*), борщевик пушистый (*Heracleum pubescens*); 2 вида – в список МСОП: крокус узколистный (*Crocus angustifolius*) и сосна пицундская (*Pinus pithyusa*) в посадке; 2 вида – в ЕКС: подснежник складчатый (*Galanthus plicatus*), паслен Зеленецкого (*Solanum zelenetzkii*; 2 вида – в БК: капуста крымская (*Brassica sylvestris* sp. *taurica*) и зостера морская (*Zostera marina*).

Из 19 видов орхидных заповедника в список МСОП и БК включена офрис оводоносная (*Ophrys oestrifera*), в ЕКС и БК – ремнелепестник козий (*Himantoglossum caprinum*), только в БК – комперия Компера (*Comperia comperiana*), офрис крымская (*Ophrys taurica*), ятрышник провансальский (*Orchis provincialis*).

Наличие во флоре редких видов, включенных в «Червону книгу України», не является критерием ключевых ботанических территорий, тем не менее свидетельствует о ее ботанической ценности. В заповеднике произрастает 38 видов, включенных в «Червону книгу України» (1996). К ним относятся основные лесообразующие древесные растения заповедника, средиземноморские третичные реликты – можжевельник высокий (*Juniperus excelsa*), земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne*) и фисташка туполистная (*Pistacia mutica*). Образуемые ими ценозы являются коренными типами растительности Южного берега Крыма, находятся здесь на северной границе ареалов и, как редкие сообщества, включены в «Зелену книгу України» (2002).

Кроме вышеуказанных редких видов, в «Червону книгу України» включены также адиантум венерин волос (*Adiantum capillus-veneris*), ладанник крымский (*Cistus tauricus*), безвременник теневой (*Colchicum umbrosum*), мачок желтый (*Glaucium flavum*) и асфоделина желтая (*Asphodeline lutea*), характерные только для пляжно-галечниковой прибрежной зоны и приморских склонов, 19 видов орхидных (*Anacamptis pyramidalis*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra*, *Epipactis helleborine*, *E. microphylla*, *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, *Orchis mascula*, *O. morio*, *O. picta*, *O. provincialis*, *O. purpurea*, *O. simia*, *Platanthera chlorantha*).

В заповеднике произрастает 13 эндемиков Крыма – наголоватка грязная (*Jurinea sordida*), василек бесплодный (*Centaurea sterilis*), бодяк шерстистоцветковый (*Cirsium laniflorum*), одуванчик осенний (*Taraxacum hybernum*), гвоздика Маршалла (*Dianthus marschallii*), мятлик бесплодный (*Poa sterilis*), солнцецвет Стевена (*Helianthemum stevenii*), пырей узловатый (*Elytrigia nodosa*), пырей скифский (*Elytrigia scytica*).

Еще 4 эндемика имеют статус редких видов – кизильник крымский (*Cotoneaster tauricus*) включен в списки МСОП и ЕКС, паслен Зеленецкого (*Solanum zelenetzkii*) – в ЕКС, подснежник складчатый (*Galanthus plicatus*) – в ЕКС и «Червону книгу України», сосна пицундская (*Pinus pithyusa*) (в посадке) – в список МСОП и «Червону книгу України».

Критерию В соответствует высокое видовое богатство. Оценка флористического богатства заповедника из специальных списков индикаторных видов биотопов по классификации EUNIS пока не проводилась. Но территория характеризуется высоким флористическим разнообразием. Флора высших растений заповедника носит средиземноморский характер и включает 540 видов (5 голосеменных, 532 семенных, 3 папоротникообразных), что составляет 19% флоры Крыма (Голубева, Крайнюк, 1987; Крайнюк, 2001). Флора низших растений представлена 35 видами мохообразных (Голубева, Крайнюк, 1987), 259 видами лишайников (Ходосовцев, 2005), 186 видами водорослей (Маслов и др., 1998). Макроскопических грибов зарегистрировано более 200 видов (Саркина, 2003).

Критерий С предполагает наличие редких биотопов. Оценка биотопов заповедника показала, что на его территории согласно Дополнения I Директивы биотопов и Резолюции 4 Бернской конвенции представлены такие приоритетные редкие природные среды: открытые морские на шельфе и склонах субтропические прибрежные Черного моря, бентосные сублиторальные на рыхлых отложениях (с сообществами *Zostera marina* и *Z. noltii*) и сублиторальные на гальке, местность с *Juniperus oxycedrus* (с участием *Cistus tauricus*, *Jasminum fruticans*, *Ruscus ponticus*, *Coronilla emeroides*), склерофитные кустарники древовидные можжевеловые с доминированием *Juniperus excelsa*, фрагментарно леса крымские с доминированием сосны Палласа (*Pinus pallasiana*).

Созологическая ценность ценофонда территории подтверждается наличием в заповеднике 9 редких лесных сообществ высшего ранга, находящихся на северной границе распространения и относящихся к наивысшему синфитосозологическому классу с синфитосозологическим индексом выше 11 (Зелена книга України, 2002). Здесь представлено: 2 синтаксона в ранге формации – *Junipereta excelsae* с индексом 13,8 и

Pistacieta (muticae) с индексом 13,1; 5 синтаксонов в ранге субформации – *Arbuteto (andrachnis)-Junipereta (excelsae)* с индексом 16,4; *Pistacieto (muticae)-Junipereta (excelsae)* с индексом 13,8; *Querceto (pubescentis)-Junipereta (excelsae)* с индексом 13,8; *Querceto (pubescentis)-Pistacieta (muticae)* с индексом 13,1; *Junipereto (excelsae)-Arbuteta (andrachnis)* с индексом 16,4); 1 синтаксон в ранге класса ассоциаций *(Junipereta (excelsae) cistosa (taurici)*, *Querceto (pubescentis)-Junipereta (excelsae) cistosa (taurici)* с индексом 13,8.

Таким образом, предварительный анализ разнообразия фитобиоты заповедника «Мыс Мартьян» показал, что его территория может рассматриваться в качестве ключевой ботанической территории Украины. Для окончательного решения этого вопроса необходимы последующие более углубленные разработки по программе IPA.

Литература

Андерсон Ш. Идентификация ключевых ботанических территорий. Руководство по выбору участков в Европе и основа развития этих правил для всего мира. М.: IUCN, 2003. 39 с.

Андриенко Т.Л., Онищенко В.А. Ключевые ботанические территории Украины (перспективы создания и развития) // Ключевые ботан. территории Северной Евразии: Сб. статей. М.: Изд-во Представительства Всемирного Союза Охраны природы (IUCN) для Росссии и стран СНГ, 2004. Вып. 1. С. 28–39.

Андриенко Т.Л., Онищенко В.А. Охорона фіторізноманіття на природно-заповідних територіях України // Вісн. Запоріз. держ. ун-ту. 2004. № 1. С. 19–24.

Андрієнко Т.Л., Онищенко В.А. Міжнародна програма «Важливі ботанічні території» (IPA) та перспективи її розвитку в Україні // Укр. бот. журн. 2007. Т. 64. № 1. С. 140–145.

Бойко М.Ф., Бойко П.М. Ключові ботанічні території півдня України // Й.К. Пачоський та сучасна ботаніка. Херсон:Айлант, 2004. 472 с.

Голубева И.В., Крайнюк Е.С. Аннотированный каталог высших растений заповедника «Мыс Мартьян». Ялта: ГНБС, 1987. 40 с.

Европейский Красный список растений, находящихся под угрозой исчезновения в мировом масштабе. Нью-Йорк, 1992. 185 с.

Ена Ан. В. Аннотированный чеклист эндемиков флоры Крыма // Укр. бот. журн. 2001. Т. 58. № 6. С. 667–676.

Зелена книга України. Ліси / Шеляг-Сосонко Ю.Р., Устименко П.М., Попович С.Ю., Вакаренко Л.П. Київ: Наукова думка, 2002. 254 с.

Каталог раритетного біорізноманіття заповідників і національних природних парків України. Фітогенетічний фонд, мікогенетічний фонд, фітоценотичний фонд. Київ: Фітосоціологічний центр, 2002. 276 с.

Крайнюк Е.С. Современное состояние раритетного фитофонда заповедника «Мыс Мартьян» // Создание крымской экосети для сохранения биоразнообразия. Труды Никитского ботанического сада. 2001. Т. 120. С. 63–73.

Крайнюк К.С. Заповідник «Мис Мартьян» – резерват середземноморської флори і рослинності // Матер. міжнар. науково-практ. конф. «Наукові дослідження на об'єктах природно-заповідного фонду Карпат та стан збереження природних екосистем в контексті сталого розвитку». Яремче, 2005. С. 105–110.

Маслов И.И., Саркина И.С., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Аннотированный каталог водорослей и грибов заповедника «Мыс Мартьян». Ялта, 1998. 31 с.

Мосякін С.Л. Рослини України у світовому Червоному списку // Укр. бот. журн. 1999. Т. 56. № 1. С. 79–88.

Саркина И.С. Результаты инвентаризации макромицетов в природных заповедниках Крыма // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття: Матер. наукової конф., присвяченої 80-річчю Канівського природного заповідника. Канів, 2003. С. 181–182.

Ходосовцев О.Є. Різноманіття лишайників природних заповідників Кримського півострова // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование. Матер. III научной конф. Ч. I. География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. Симферополь: КРА «Экология и мир», 2005. С. 285–292.

Червона книга України. Рослинний світ. К.: УЕ, 1996. 608 с.

Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П., Молчанов Е.Ф. Государственный заповедник «Мыс Мартьян». К.: Наук. думка, 1985. 260 с.

ТУНКИНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК – УНИКАЛЬНАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ ТЕРРИТОРИЯ

Краснопевцева А.С., Мартусова Е.Г., Краснопевцева В.М.

пос. Танхой, Республика Бурятия, ФГУ «Байкальский государственный биосферный природный заповедник»

Тункинский национальный природный парк расположен на территории одноименного административного района Республики Бурятия.

В 19 веке были начаты исследования территории будущего национального парка. Здесь работали Н.С. Турчанинов, Г. Радде, Черский и Гартунг, позднее – В.Л. Комаров, братья Федоровы, В.И. Смирнов, М.А. Рещиков, такие выдающиеся современные исследователи, как Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, И.М. Красноборов, Л.В. Бардунов, Б.-Ц. Б. Намзалов.

По приглашению дирекции Тункинского национального парка нами с 2005 года начаты планомерные

исследования растительного покрова, результатом которых явился «Кадастр сосудистых растений Тункинского национального парка» под редакцией д.б.н. Б.-Ц.Б. Намзалова (2007). Для составления Кадастра были использованы материалы литературных источников, а также материалы ботанических экспедиций, проводившихся авторами с 1998 года. На сегодняшний день с учетом дополнений флора Тункинского национального парка насчитывает 1020 видов сосудистых растений.

Тункинский национальный парк организован в 1991 году и занимает площадь1183,6 тыс. га. Парк находится в пределах Тункинской долины и обрамлен горными хребтами Хамар-Дабан и Восточные Саяны (абсолютные высоты – свыше 3 тыс. м над ур.м). Горные ландшафты представлены моховыми, лишайниковыми и щебнистыми тундрами, альпийскими и субальпийскими лугами, нивальными луговинами, высокогорными редколесьями, каменистыми склонами. Лесная растительность состоит из лиственничников, сосняков и кедровников.

Треть представителей флоры национального парка является ценными видами. Первоочередного внимания заслуживают виды реликтовые, эндемичные, с небольшой численностью, находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения. На территории Тункинского национального парка произрастает 68 видов (Краснопевцева, Краснопевцева, Мартусова, 2006), требующих особой охраны. 11 из них занесены в Красную книгу России (1988, 2005), в том числе *Mannagettaea hummelii* H. Smith, *Megadenia bardunovii* M. Popov, *Fritillaria dagana* Turcz. ex Trautv., *Ranunculus sajanensis* M. Pop.

В высокогорьях выражен эндемизм. Выявлены такие эндемичные высокогорные виды, как *Poa ircutica* Roshev., *Salix sajanensis* Nasarov, *Callianthemum sajanense* (Regel) Witas., *Eranthis sibirica* DC., *Sajanella monstrosa* (Willd. ex Sprengel) Sojak, *Chrysosplenium baicalense* Maxim. и др.

Из числа реликтовых можно отметить следующие: *Botrychium multifidum* (S.G. Gmelin) Rupr., *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub, *Asplenium altajense* (Kom.) Crub., *Anemonoides baicalensis* (Turcz. ex Ledeb.) Holub, *Lycopus europaeus* L.

На территории национального парка произрастает отдельными экземплярами редкая исчезающая разновидность голубой ели, реликт третичных широколиственных лесов – *Picea obovata* Ledeb. var. *coerulea* Malyschev.

Виды, традиционно используемые в народной медицине, находятся под постоянным антропогенным прессом. Это *Rhaponticum carthamoides* var. *chamarense* (Peschkova) Zhirova, *Paeonia anomala* L., *Rhodiola rosea* L., *Caragana jubata* (Pallas) Poiret, *Rhododendron adamsii* Rehder и др.

Флористическое богатство, наличие целебных источников, курортов и санаториев, эстетических и культурных мест, делает Тункинский парк особо привлекательным.

Литература

Красная книга РСФСР (Растения). М. Росагропромиздат, 1988. 599 с.

Краснопевцева В.М., Краснопевцева А.С., Мартусова Е.Г. Редкие виды растений Тункинского района Республики Бурятия. Иркутск: «Репроцентр А 1», 2006. 90 с. В печати. Республиканская типография, 2006. 64 с.

Краснопевцева В.М., Краснопевцева А.С., Мартусова Е.Г. Кадастр сосудистых растений Тункинского национального парка. Иркутск, 2007. 104 с.

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (Приказ МПР России от «25» октября 2005 № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)». М., 2005.

МЕРОПРИЯТИЯ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СУХИХ СУБКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ЛАТВИИ

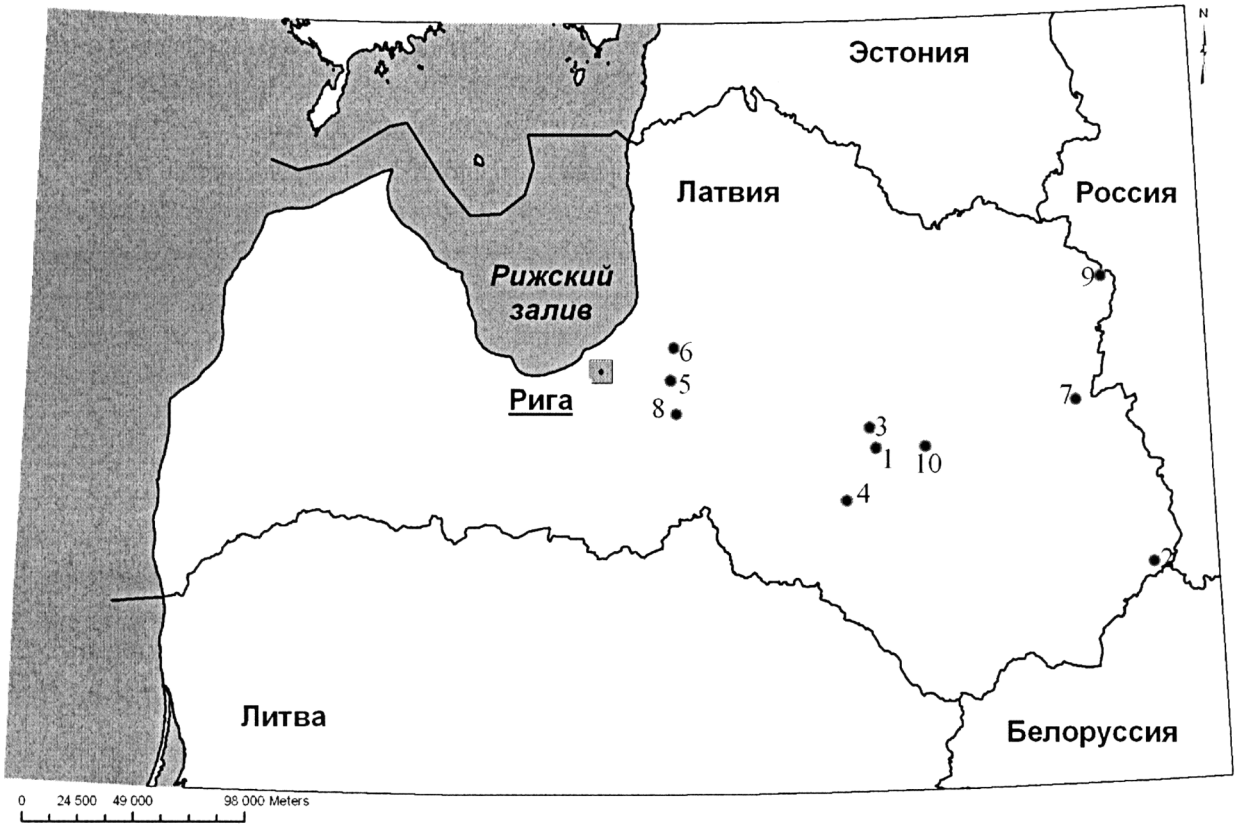
Крейле В.Л.

Ляудона, Латвия, Администрация природного заповедника «Тейчи»

Большинство лесов Латвии принадлежат классу западной тайги *Vaccinio-Piceetea*. Для таких лесов характерны виды растений, мало требовательны теплоты, растущие в кислых почвах. Однако во восточной Латвии в долинах рек и на склонах холмов сформировались леса, имеющиеся признаки класса сухих субконтинентальных лесов *Pulsatillo-Pinetea*.

Цель исследований – выяснить возможности сохранения сообществ сухих субконтинентальных лесов Латвии. Исследования актуальны – сухие субконтинентальные леса на склонах соответствуют охраняемым Европейским Союзом биотопом леса на валообразных формах рельефа (код 9060) а также охраняемым биотопом Латвии. Большинство территорий, на которых обнаружены такие биотопы, включены в единую сеть особо охраняемых природных территорий Европейского Союза Natura 2000. Всего таких 10 территорий в

Латвии: Дрикснас силс, Греблюкалнс, Заповедник Крусткалны, Лаукезерс, Лиелие Кангары, Мазие Кангары, Нумернский вал, Огрес Зилие калны, Посолница, Заповедник Тейчи (рис.).



Особо охраняемые природные территории, на которых обнаружены леса на валообразных формах рельефа (код 9060):
1 – Дрикснас силс, 2 – Греблюкалнс, 3 – Заповедник Крусткалны, 4 – Лаукезерс, 5 – Лиелие Кангары, 6 – Мазие Кангары, 7 – Нумернский вал, 8 – Огрес Зилие калны, 9 – Посолница, 10 – Заповедник Тейчи.

Для этих территорий разработаны планы охраны природы, рекомендующие мероприятия сохранения биотопов. Здесь согласно интересам охраны природы и лесного хозяйства одновременно возможна добыча древесины и рекреация регулированной интенсивности. План охраны природы устанавливает необходимые действия и на основе плана вырабатываются индивидуальные условия территории. Пока для 2 территорий (Нумернский вал и Дрикснас силс) индивидуальные условия утверждены Кабинетом Министров Латвийской Республики. В сообщении анализированы факторы, влияющие сухие субконтинентальные леса и рекомендуюмые мероприятия планов охраны природы.

Влияющие факторы

Рекреация. Хорошо доступные сухие сосновые леса являются удобными для прогулок и спортивных меропрятий. Если у подножья склона находится озеро, то возникает сеть дорог и тропинок (Греблюкалнс, Лаукезерс). Если антропогенная нагрузка слишком большая, то начинается эрозия почвы на склонах и проникнут виды, не характерные для леса (Огрес Зилие калны). В часто посещенных местах наблюдается рвание охраняемых видов растений (*Pulsatilla patens*).

Инвазивные виды. Инвазивные виды угрожают естественному развитию растительных сообществ. Особо в окрестностях городов распространяются *Amelanchier spicata*, *Spiraea media*, *Cotoneaster lucidus*.

Сплошные рубки. Сплошные рубки на особо охраняемых природных территориях исключены, но влияние рубок сохраняется с тех времен, когда территория не имела статус охраны. Сразу после сплошной рубки характерно размножение светолюбивых видов (*Pulsatilla patens*, *Gypsophila fastigiata*). Пока кроны сосен не сомкнуты, там растут *Thesium ebracteatum*, *Pulmonaria angustifolia* (Дрикснас силс).

Лесные пожары. Горение полагается естественным фактором развития лесов западной тайги и хвойных лесов на валообразных формах рельефа. Пожары способствуют распространению вереска и злаковых. Характерные виды сухих субконтинентальных лесов *Pulsatillo-Pinetea* обычно не встречаются на свежих гарях.

Распространяются *Brachypodium pinnatum* (Греблюкалнс), *Festuca ovina*. Моховой ярус изреженный, исключительно заспространяется *Polytrichum juniperinum*. На старых гарях, где видны только шрамы на стволах сосен, убывают злаки и взобновляется моховой ярус. Чаще всего пожары возникают около озеров и дорог, где пребывают больше людей (Греблюкалнс, Лаукезерс, Заповедник Тейчи).

Евтрофикация. В связи с естественной евтрофикацией а также из за засорения в сосновых лесах все больше распространяются растения, характерны богатыми почвами класса *Querco-Fagetea*, исчезнуют светолюбивые виды (Нумернский вал, Греблюкалнс, Посолница, Лаукезерс, Дрикснас силс, Заповедник Крусткалны).

Мероприятия охраны

Основание микрозаказников. Микрозаказники для охраны лесных биотопов Латвии созданы во влажных лесах. Там исключена любая хозяйственная деятельность. В сухих сосновых лесов созданы только микрозаказники для охраны глухарей и отдельных видов растений (*Pulsatilla patens*, *Diphasiastrum complanatum*).

Регулирование антропогенной нагрузки. Антропогенная нагрузка регулированной интенсивности допустима. Для этого необходимо проложить барьеры, сходни, мостки, тропы, а также маркировать трассы (Огрес Зилие калны).

Вырубка ели из древостоя. Для сохранения растительных сообществ сухих субконтинентальных лесов необходимо уменьшить затенение. Чаще всего рекомендуют вырубку ели из древостоя (Нумернский вал, Греблюкалнс, Лиелие Кангары, Огрес Зилие калны, Посолница, Лаукезерс, Дрикснас силс, Заповедник Крусткалны). Планы охраны природы рекомендуют разную интенсивность вырубки ели (все ели, 2 ярус древостоя и подрост – 50–90%). Индивидуальные условия, утверждены Кабинетом Министров Латвийской Республики для Нумернского вала и Дрикснас силс, ставят требования при выполнении рубок ухода вырубать не менее 90% ели 2 яруса и подроста. Необходимо определить места, где нельзя проложить трелевочные пути и грузить отходы рубок. Отходы рубок надо удалить, чтобы не способствовать евтрофикацию.

Прореживание подлеска. План охраны природы Греблюкалнс рекомендует прореживание подлеска, сохраняя редкие виды кустарников *Cotoneaster niger*, *Euonymus verrucosa*. В Огрес Зилие калны рекомендована вырубка *Sorbus aucuparia*. В заповеднике Крусткалны рекомендована вырубка *Corylus avellana*.

Сплошные рубки. Размножение светолюбивых видов наблюдана на вырубках и на контактной полосе с лесом. Индивидуальные условия Дрикснас силс допустят сплошные рубки в ландшафтном зоне не больше чем 2 га.

Выжигание. При вырубке ели из древостоя планы охраны природы Лиелие Кангары и Посолница рекомендуют грузить отходы рубок в небольшие навалы и сжигать на месте, чтобы сгорела растительноть.

Уход за просеков придорожья и минерализацонные полоса. Главная цель ухода за просеков придорожья и минерализацонных полос не охрана лесных биотопов, но обеспечение охраны леса от пожаров и безопасности дорожного движения. Это не противоречит охране биотопов и особо желательные в сухих лесах для улучшения освещенности. В результате сохраняются светолюбивые виды и взобновляются их популяции.

Выводы

1. Основными факторами, влияющиемся на растительные сообщества сухих субконтинентальных лесов, являются: рекреация; лесные пожары; евтрофикация, распространение растений, характерными богатыми почвами и следующее затенение.

2. Главными способами сохранения растительных сообществ сухих субконтинентальных лесов, предлагаемые планами охраны природы особо охраняемых природных территорий, являются: регулирование антропогенной нагрузки; вырубка ели из древостоя и удаление отходов рубок; прореживание подлеска.

Литература

Dabas lieguma «Grebļukalns» dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного заказника «Греблюкалнс») I. Kabucis, Rīga, 2001.

Dabas liegums «Mazie Kangari». Dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного заказника «Мазие Кангары») SIA «Estonian, Latvian & Lithuanian Environment», Rīga, 2003.

Dabas parks «Driksnas sils». Dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного парка ″Дрикснас силс″) Teiču dabas rezervāta administrācija, Ļaudona, 2004.

Dabas parks «Numernes valnis». Dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного парка ″Нумернский вал″) Latvijas Dabas fonds, Rīga, 2004.

Potenciālās Īpaši aizsargājamās teritorijas – dabas parka «Ogres Zilie kalni» dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного парка ″Огрес Зилие калны″) Latvijas Dabas fonds, Rīga, 2004.

Dabas lieguma «Posolnīca» dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного заказника ″Посолница″) Latvijas Dabas fonds, Rīga, 2006.

Teiču rezervāta dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы заповедника ″Тейчи″) Teiču dabas rezervāta administrācija, Ļaudona, 2006.

Krustkalnu rezervāta dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы заповедника ″Крусткалны″) Teiču dabas rezervāta administrācija, Ļaudona, 2006.

Dabas liegums «Lielie Kangari». Dabas aizsardzības plāns. (План охраны природы природного заказника ″Лиелие Кангары″) Latvijas Dabas fonds, Rīga, 2007.

Dabas aizsardzības plāns dabas parkam «Laukezers». (План охраны природы природного парка ″Лаукезерс″) SIA CARL BRO, Rīga, 2007.

LR MK noteikumi nr. 333 «Dabas parka «Numernes valnis» individuālie aizsardzības un izmantošanas noteikumi», 22.05.2007. (Индивидуальные условия природного парка ″Нумернский вал″)

LR MK noteikumi nr. 687 «Dabas parka «Driksnas sils» individuālie aizsardzības un izmantošanas noteikumi», 09.10.2007. (Индивидуальные условия природного парка ″Дрикснас силс»)

К ВОПРОСУ ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

Мельникова А.Б.

с. Бычиха, Хабаровский край, Большехехцирский государственный природный заповедник

Хребет Большой Хехцир (территория заповедника) в настоящее время является единственным на Среднеамурской низменности резерватом банка генофонда сосудистых растений кедрово-широколиственных лесов.

Несмотря на небольшую площадь по сравнению с другими резерватами Хабаровского края (Современное…, 2003; Шлотгауэр, Крюкова, 2005; Антонова, Малыхина, 2005; Федина, 2007) флора сосудистых растений заповедника отличается заметным богатством не только в крае, но и среди заповедников Приморья: «Уссурийский» (863 вида), «Кедровая падь» (909 видов). Поскольку территории охранных зон у заповедников (Джугджурского – 252500 га, Ботчинского – 81000, Буреинского – 53300, Комсомольского – 4288 га) еще недостаточно изучены, приводим количество видов только для самих заповедников (табл. 1).

Таблица 1

Количество видов в заповедниках Хабаровского края, в т. ч. внесенных в Красные книги

Заповедники		Количество видов		
		% от флоры	Внесенные в Красные книги	
Названия	Площадь в га	Хабаровского края	Российской Федерации	Хабаровского края
Большехехцирский	45 349	955 / 38,2	17	34
Джугджурский	859 956	731 / 29,2	29	36
Комсомольский	64 412,4	681 / 27,2	3	14
Ботчинский	267 400	647 / 25,9	9	27
Буреинский	358 440	509 / 20,4	4	11
Болоньский	103 600	292 / 11,7	2	4

Флора Большехехцирского заповедника и его охранной зоны (пл. 211 га) на январь 2008 года представлена 1024 видами (в т. ч. 955 для заповедника), 497 родами (465) и 130 семействами (табл. 2).

Таблица 2

Систематический состав флоры Большехехцирского заповедника и его охранной зоны на январь 2008 г.

Группа растений	Заповедник	Охранная зона *
Сосудистые	955	69
споровые	54 (5,7%)	–
голосеменные	8 (0,8%)	–
Покрытосеменные	893 (93,5%)	69
однодольные	277 (29,1%)	9
двудольные	616 (64,5%)	60
Всего:	1024	

Примечание: * – только виды, неизвестные на территории заповедника

Помимо этого, у границ заповедника, где отсутствует охранная зона, зарегистрировано еще 17 видов, проникновение которых вполне вероятно: *Centaurium pulchellum*, *Lactuca serriola*, *Tephroseris flommea*, *Scheuchzeria palustris* и др.

Уникальность флоры заповедника объясняется географическим положением, геологической историей, разнообразием форм рельефа, густой гидрографической сетью, умеренным мусонным климатом. Отчетливо прослеживается вертикальная поясность растительности (от равнинных широколиственных, смешанных лиственных лесов, лиственничников, хвойно-широколиственных и пихтово-еловых до парковых каменноберезников на выположенных вершинах хребта. Многоярусность деревьев, кустарников, трав придает флоре заповедника неморальные черты и сближает ее с флорой Восточной Азии. Основу флоры составляют дальневосточные эндемики. Обычны древние реликты, подчеркивающие своеобразие флоры и указывающие на третичный возраст. Основной тип растительности лесной – 8% приходится на луга, болота, скалы, водную акваторию и др. земли.

В заповеднике произрастает 189 видов редких растений (без редких адвентивных видов) нуждающихся в особой охране, из них 35 внесены в Красные книги (Красная книга…, 2000; Перечень…, 2005) (см. табл. 1). Обычно это виды с узкой экологической амплитудой, произрастающие небольшими группами в нескольких популяциях, а иногда и в одном пункте, или находящиеся на границах своих ареалов в заповеднике и чутко реагирующие на малейшее изменение среды. В последнее время начали катастрофически сокращаться: *Galearis cyclochila* (в связи с усыханием пихтово-еловых лесов на северном макросклоне хребта Большой Хехцир); *Pogonia japonica* (понижение базиса эрозии на болоте); *Lilium callosum*, *Coleanthus subtilis*. Не отмечаются *Panax ginseng* и *Cypripedium ventricosum*. Лучший способ охраны растений – создание ООПТ, важно охранять популяции видов в естественных ненарушенных фитоценозах. Но как поступить на заповедной территории, где сокращение популяций происходит в результате ухудшения экологических условий, из-за присутствия антропогенного фактора? Для решения этих вопросов предлагаем некоторые рекомендации:

1. Создание зон покоя, т.е. зон, требующих исключительной охраны и тщательного изучения.

Юго-западная часть заповедника выходит к Уссури и Чиркинскому озеру, характеризуется уникальными фитоценозами, сформированными на отмелях (русловых, озерных, валунно-глыбистых, галечниковых и песчано-илистых), скальных обнажениях, пойменных участков, верховых болотах, релках. Здесь, на небольшой территории насчитывается видов – 64.7% от флоры заповедника, родов – 72,5%, семейств – 88,2%. 93 вида отмечены только для этой территории. Для 7 видов она является *locus classicus*. Здесь велико формовое разнообразие: 6 форм у *Prunus ussuriensis* (Мельникова, 1978), белоцветковые формы у *Iris ensata*, *Lupinaster pentaphyllus*. Выявлены гибриды *Cypripedium calceolus* × *C. shanxiense*, результаты изоферментного анализа которых позволяют рассматривать их как особую внутривидовую форму *Cypripedium calceolus* (Андронова и др., 2007). Здесь же зарегистрирован 21 вид, внесенный в Красные книги. На 64 постоянных пробных площадях (п.пр.пл.) и двух учетных маршрутах ведется мониторинг за состоянием популяций 16 видов: *Phyllanthus ussuriensis, Gagea nakaiana, Calystegia amurensis, Cypripedium calceolus* (с уклоняющимися формами), *Viola muehldorfii, Pogonia japonica, Lilium pumila* и др. Единственная прибрежная часть заповедника страдала от грибников, сборщиков клюквы, от хозяйственной деятельности (распиловка дров, выгрузка угля и песка, транспортные издержки, таборы) со стороны расположенной вблизи воинской части. В результате стали катастрофически сокращаться водно-прибрежные виды: *Phyllantus ussuriesis, Calistegia amurensis, Coleanthus subtilis* и др., т.е. виды, произрастающие в заповеднике только в данном пункте. В настоящее время вся хозяйственная деятельность со стороны воинской части строго регламентирована. Восстанавливается популяция *Phyllantus ussuriensis*, улучшилось состояние *Calystegia amurensis*. Популяция *Pogonia japonica* остается еще с низкой плотностью.

В перспективе организация зон покоя:

На северном макросклоне хребта в районе останцов «Сфинкс» и «Вороньи камни» (высота 16 и 18 м) с интересными реликтами, отмеченными только в данном пункте: *Dennstaedtia hirsuta*, *D. wilfordii*, *Asplenium tenuicaule*, *Pleopeltis ussuriensis* (включенные в Красную книгу Хабаровского края), *Hystrix komarovii*. Территория страдает от скалолазов. Уменьшилась численность *Pleopeltis* на деревьях как эпифита, исчез *Hystrix*.

Вершина Большого Хехцира (950 м над ур. м) и верховья р. Быкова с курумами (с единственными популяциями *Rosa koreana*, *Goodyera repens*, *Juniperus sibirica*, с редкими в заповеднике фитоценозами с *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*) стали для хабаровчан своего рода меккой, в результате чего экологический профиль, ведущий к вершине и она сама испытывают сильный антропогенный пресс.

2. Реинтродукция видов с узкой экологической амплитудой, произрастающих в заповеднике только в одном пункте и находящихся на грани исчезновения: *Cypripedium ventricosum*, *Brasenia schreberi*, *Lilium callosum*. Проведена разовая реинтродукция *Brasenia schreberi*. С 1966 по 1970 гг. ее плотные монодоминантные заросли занимали 480 м^2 (Мельникова, Мурдахаев, 1981). После губительного паводка 1972 г. (не наблюдавшегося с 1911 г.) и последующего в 1978 г. ее заросли катастрофически сократились вплоть до полного исчезновения. Наряду с абиотическими факторами, влияющими на жизненные отправления бразении, сыграл и биотический, скорее антропический – это ондатра, появившаяся с паводком 1971 г. и ставшая новым членом

биоценоза на озере, поедающая гидрофитные реликты. Материал для реинтродукции взят из Хинганского заповедника. В настоящее время бразения медленно восстанавливается. Материал для реинтродукции *Cypripedium ventricosum* взят из Приморского края..

Создание «школки» в урочище Свободном для 6 форм староместных популяций *Prunus ussuriensis*, произраставших на правобережье р. Уссури. Посадка проводилась косточками и вегетативно. Формы обладали большим полиморфизмом, высокой жизнеспособностью к экстремальным условиям и к вредителям. Имели хорошие показатели биохимической характеристики на сахар, сухое вещество, аскорбиновую кислоту, кислотность. Исследуемый материал передан на ДВ опытную станцию ВИР для селекции (впоследствии были выведены новые сорта). Формы на правобережье р. Уссури в настоящее время находятся в разрушающемся состоянии (сильно устарели), а в созданной «школке» в ур. Свободном они жизнестойки, им по 28 лет.

3. Создание культуры in vitro для сохранения и изучения уклоняющейся формы (с губой коричневого цвета) *Cypripedium calceolus* на базе БИН РАН (Андронова и др., 2007). Материал взят в заповеднике.

4. Создание ООПТ на сопредельной с заповедником территории для сохранения видов, находящихся в заповеднике под угрозой исчезновения:

Местообитание на пл. 0,1 га с *Ranunculus pedatifidus* – в окрестностях с. Казакевичево у северо-восточных границ заповедника с высокой плотностью популяции – до 360 особей / м^2 (в заповеднике – один пункт с группой из 30 ос.);

Местообитание на пл. 4,5 га с *Pogonia japonica* – близ южных границ заповедника с плотностью 47,4 ос. / м^2 в засушливое время 2005 года, в этот же период в резервате плотность составляла 2–3 ос. / м^2 – (ранее она составляла 49 ос. / м^2);

Местообитание на пл. 0,6 га с *Fritillaria ussuriense* – на сопредельной территории с южной стороны заповедника с плотностью 5,7 ос. / м^2 (в заповеднике – в 3 пунктах, с общей плотностью 0,03 ос. / м^2);

Местообитание на пл. 0,5 га – на сопредельной территории с южной стороны заповедника с произрастанием четырех видов башмачков с высокой плотностью популяций: *Cypripeduim macranthon* – 9–13,5; *C. calceolus* – 9–11,5; *C. guttatum* – 7,25–16,75; *C. ventricosum* – 4–5 ос. / м^2.

Результатом работы по выявленным местообитаниям редких видов стало ходатайство перед Правительством края о присвоении им статуса памятников природы. В 2007 г. искомый статус краевого значения получили: «Местообитание лютика Турчанинова», «Одырское местообитание бородатки японской», «Местообитание рябчика уссурийского», «Венерины башмачки в междуречье Кии и Хора». Материал для реинтродукции редких видов предполагается взять с этих территорий.

5. Необходимым в сохранениии биоразнообразия является мониторинг состояния популяций (возрастная структура, динамика численности, сезонное развитие и т.д.). Он проводится на 76 п.пр.пл. и постоянных учетных маршрутах.

На территории Большехехцирского заповедника, составляющей всего 0,1% от территории края, сосредоточено 38,2% его флоры. Сокращение же некоторых видов и даже исчезновение в связи с антропогенным фактором, можно все-таки предотвратить, используя конкретные природоохранные мероприятия.

Литература

Андронова Е.В., Филиппов Е.Г., Мельникова А.Б., Аверьянов Л.В. Морфологический анализ и соотношение типичных и уклоняющихся форм в популяциях Cypripedium calceolus на юге Хабаровского и Приморского краев // Вестн. Тверского ун-та. Сер. «Биология и экология», 2007. Вып. 3. № 7 (35). С. 17–19.

Антонова Л.А., Малыхина О.А. Сосудистые растения заповедника «Болоньский» / Под ред. В.С. Новикова. Сер. флора и фауна заповедников. М., 2005. Вып. 108. 30 с.

Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Изд. 2-е. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2000. 452 с.

Мельникова А.Б. Некоторые особенности полиморфизма плодов Уссурийской сливы в Большехехцирском заповеднике // Бюл. Всесоюзн. ин-та растениеводства им. Н.И. Вавилова. Л.: 1978. Вып. 81. С. 48–51.

Мельникова А.Б., Мурдахаев Ю.М. Бразения Шребера в охранной зоне Большехехцирского заповедника // Экосистемы юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 41–45.

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.) / Приказ министра природных ресурсов РФ от 25.10.2005 г. № 289.

Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. М., 2003. Вып. 2. Сосудистые растения. Ч. 1. С. 130–131.

Федина Л.А. Эколого-ценотический анализ флоры Уссурийского заповедника // Матер. научно-практ. конф., посвящ. 10-летию заповедника «Бастак» (Биробиджан, 4–6 апреля 2007 г.). Биробиджан, 2007. С. 133–135.

Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В. Флора охраняемых территорий Российского Дальнего Востока: Ботчинский, Джугджурский заповедники, Шантарский заказник. М.: Наука, 2005. 264 с.

ЛЕСА ВЫСОКОЙ ПРИРОДООХРАННОЙ ЦЕННОСТИ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Немчинова А.В.

Кострома, НИЛ Устойчивости лесных экосистем Костромского государственного университета им. Н.А. Некрасова

Появление термина «леса высокой природоохранной ценности» (ЛВПЦ) связано с развитием в мире добровольной лесной сертификации, в частности, системы Лесного попечительского совета (ЛПС) и предлагаемыми принципами устойчивого управления лесами, посвященными сохранению ценных лесов и лесного биоразнообразия (Identifying …, 2002; Olson, Dinerstein 1998). Систематизация природоохранных ценностей лесов в Костромской области проведена на материалах, полученных в ходе проектирования сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (программа PIN МАТРА в рамках российско-голландского договора о сотрудничестве).

Современный растительный покров области – во многом результат освоения территории населением. Наибольшая сельскохозяйственная освоенность характерна для густонаселенных южной и юго-западной частей области, где преобладают деградированные леса. Леса с разной степенью фрагментации вырубками, пожарами и участками недорубов, сохранились в центральной и восточной частях, где преобладание осинников и несопоставимо малые площади ельников, занимающих некогда обширные площади, подчеркивают широту охвата территории антропогенными преобразованиями. На большом протяжении обезлесены долины крупных рек: Волги, Унжи, Ветлуги, участки вокруг Галичского и Чухломского озер. Смена коренных лесов различными антропогенными модификациями произошла за последние 50–60 лет практически на всей лесной территории области. Эталоном коренных южнотаежных лесов являются лесные сообщества заповедника «Кологривский лес», где никогда не проводились рубки, а на северном участке заповедника не обнаружено и следов пожаров. Коренные породы подзоны южной тайги в условиях водораздельных ландшафтов моренных суглинистых равнин: ель сибирская (*Picea obovata* L.), е. европейская (*P. abies* (L.) H. Karst) и их гибрид е. финская (*P. × fennica*) (Коренные…, 1988), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), липа (*Tilia cordata* Mill.), вяз (*Ulmus glabra* Huds.), клен (*Acer platanoides* L.), береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), ива козья (*Salix caprea* L.). Отсутствуют в коренных лесах породы: осина (*Populus tremula* L.), сосна (*Pinus sylvestris* L.), береза повислая (*Betula pendula* Roth.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench. В юго-восточной части области коренными породами ландшафтов песчаных равнин времени днепровского оледенения являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и лиственница сибирская (*Larix sibirica* L.). Формирование сообществ с их участием подвержено пирогенной динамике. Древостои лесов крупных долинных ландшафтов очень разнообразны по составу, в ненарушенном состоянии почти не сохранились.

Условнокоренные модификации лесов, сохранившиеся в местах недорубов и ненарушенных пожарами фрагментах, близки по составу и структуре к коренным лесам, занимают небольшие площади в области и требуют мер охраны. Более распространены короткопроизводные модификации на месте старых гарей, однократных сплошных вырубок, где произошла лишь частичная смена коренных пород вторичными: березой бородавчатой, осиной и ольхой серой, и сохранилось возобновление коренных пород в числе до 4-х видов. Наибольшие площади занимают относительно длительнопроизводные модификации, в древостоях которых преобладает осина, а из коренных пород отмечается лишь ель, иногда береза пушистая, в составе подроста – 1–2 вида иных коренных пород. Увеличиваются площади устойчиво длительнопроизводных модификаций на месте повторных сплошных рубок: чистых осинников, березняков, сосняков, где произошла полная замена коренных пород и отсутствует их подрост. Этому способствует принятый в лесном хозяйстве низкий возраст рубок, применение широколесосечных технологий рубок, игнорирование особенностей рельефа и ландшафтов, а также ликвидация во время лесозаготовок подроста и обсеменителей.

Основные тенденции восстановления растительного покрова Костромской области следующие. Снижение возобновительного потенциала некоторых коренных пород. Сплошные повторные рубки и, особенно пожары, вытесняют из сообществ пихту. Возобновление пихты находится в угнетенном, часто стланиковом состоянии, а отсутствие обсеменителей после сплошных вырубок и пожаров не восполняет демографические потери. Невозможным становится участие в составе древостоев клена по причине низкой толерантности этой породы к заморозкам, ограничивающим ее распространение на открытых местах после сплошных вырубок и гарей. Снижается, особенно на гарях, долевое участие липы. Доминирование липы в древостоях – результат вырубок, на месте которых липа вышла в эдификаторы, оттеснив на время ель. Сообщества с участием липы, как и вяза, сохраняются в местах, недоступных для вырубок и пожаров: в поймах, малых эрозионных формах. На месте гарей и однократных сплошных рубок, взамен коренных ельников, в условиях ландшафтов моренных суглинистых равнин получает широкое распространение осина с примерно одинаковым соотношением видов неморальной и бореальной групп в травянистом ярусе. На месте вырубок чаще поселяется береза бородавчатая, особенно на

возвышенных частях рельефа, на месте вырубок с лесными культурами – ива козья. На песках восстанавливаются чистые сосняки и сосняки с участием лиственницы и других пород. Лиственница реагирует на вырубки сокращением своей численности, так как ее возобновление менее конкурентоспособно, чем возобновление сосны. На больших площадях распространены флористически монотонные типы сообществ антропогенного происхождения. Выяснено, что возобновительный потенциал коренных пород остается высоким в местах недорубов, а также в высоко трофных местообитаниях, независимо от характера нарушений и возраста сообществ. Наблюдается постепенное восстановление состава и эколого-ценотической структуры сообществ, уровня биоразнообразия до варианта условнокоренных, выравнивается демографическое состояние популяций коренных пород. Скорость восстановления растительности зависит: от наличия в структуре ландшафта экологически оптимальных мест обитания для ценозообразователей, от возможностей поставки их зачатков и количества сохранившегося подроста. Повторные сплошные рубки резко увеличивают срок восстановления лесов.

Отмеченные тенденции формирования растительного покрова определили приоритетные природоохранные ценности лесов, которые по сформулированным критериям выделены в состав сети ООПТ. Предложена классификация типов лесов высокой природоохранной ценности Костромской области (табл.).

Классификация типов лесов высокой природоохранной ценности Костромской области

I. Леса высокой биологической ценности	I.1. Леса с ценным породным составом
	I.2. Старовозрастные леса
	I.3. Малонарушенные леса
	I.4. Леса с высоким ценотическим и видовым разнообразием
	I.5. Леса с редкими и уникальными лесными экосистемами
	I.6. Леса с наличием мест обитания редких видов растений и животных
	I.7. Леса-рефугиумы зональных видов (очаги распространения на нарушенные территории)
	I.8. Репрезентативные леса
II. Защитные леса	II.1. Леса – буферные зоны вокруг ООПТ и заповедных территорий
	II.2. Леса водоохранного значения
	II.3. Леса противоэрозионного значения
	II.4. Леса вокруг ценного водно-болотного угодья
III. Социально значимые леса:	III.1. Леса традиционного использования населением
	III.2. Леса рекреационного значения
	III.3. Леса – резерваты воспроизводства видов охотничьих животных
	III.4. Исторически и культурно ценные участки лесов
IV. Леса – часть ценных ландшафтных комплексов	

Леса с ценным породным составом. Ценность породного состава сообществ определяется тем, что на территории области пересекаются границы ареалов древесных пород: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), в. гладкий (*U. laevis* Pall.), клен (*Acer platanoides* L.), липа сердцелистная (*Tilia cordata* L.), пихта (*Abies sibirica* Ledeb.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* L.) и лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.). Особенно ценны древостои с наиболее полным набором коренных древесных пород. Леса с их участием распространены вдоль реки Ветлуга в лиственнично-сосновых лесах в спроектированных комплексных природных заказниках в Октябрьском, Пыщугском, Шарьинском районах, в долине реки Унжа и ее притоков Белый Лух и Черный Лух в Макарьевском районе. В Костромском районе в долине реки Меза взяты под охрану экосистемы с набором древесных пород – представителей широколиственных лесов без участия хвойных. Водораздельные лесные экосистемы, близкие по составу и структуре коренным хвойно-широколиственным лесам южной тайги, стали редкими в виду сильной нарушенности лесного покрова, служат центрами распространения ценных пород, обеспечивая, восстановление ландшафтов коренных южнотаежных лесов.

Старовозрастные леса. С принятым возрастом древостоев более 110 лет сохранились отдельными фрагментами в недоступных для вырубки малых эрозионных формах и ложбинах стока, вокруг верховых болот, в низинных болотах, в местах недорубов на водоразделах. Характеризуются высоким уровнем ценотического и биологического разнообразия, служат рефугиумами типичных болотных и лесных южно-таежных видов флоры и фауны. Флора богата редкими и охраняемыми видами растений. Долинные старовозрастные леса имеют водоохранное значение и требуют сохранения в их естественном состоянии.

Малонарушенные леса. Коренные (девственные) леса не несут следов рубок, иногда и следов пожаров, иных способов антропогенного воздействия. На территории области условно называемые коренные леса сохранились на небольших площадях в долинах некоторых рек и в отдаленных от транспортных путей, труднодоступных участках на водоразделах, на границах с соседними областями. Ценными по этому критерию признаны также леса после однократных сплошных рубок.

Леса, выполняющие средозащитные функции. Большинство долинных лесов области подвергалось хозяйственному освоению с давних времен. Только после запрета молевого сплава и введения ограничений на лесопользование в водоохранных зонах рек и водоемов началось восстановление лесов на прибрежных территориях. Устойчивые, старовозрастные лесные комплексы, сохранившиеся к моменту проектирования сети ООПТ и функционирующие как водоохранные, зарезервированы в 10-ти районах области.

Репрезентативные участки лесов. По итогам инвентаризации лесов и ландшафтов области (автор ландшафтной карты к.г.н. Хорошев А.В.) выделено 17 лесорастительных районов. Репрезентативные участки лесов выделены в состав ООПТ в каждом из них и представлены как условнокоренными, так и производными модификациями лесов.

Леса, включающие редкие и уникальные лесные экосистемы. Вошли в состав памятника природы «Мисковский», представлены участками широколиственных лесов, сформированными в результате сочетания подходящих климатических, почвенных и гидрологических условий. В природном заказнике «Чернолуховский» в Макарьевском районе произрастают уникальные для подзоны южной тайги лесные сообщества, приуроченные к цокольной террасе реки Унжа, перекрытой чехлом эолово-водноледниковых песков. Дренированность места произрастания и высокий уровень минерального питания, благодаря выходу на поверхность карбонатных моренных суглинков, обеспечивают редкую возможность совместного произрастания пород: дуба, пихты, лиственницы. Островная экосистема в дельте р. Унжи на территории памятника природы «Лиственничный остров» в Макарьевском районе – звено изолированного рефугиума лиственницы, представляющий научный интерес для изучения естественной динамики сообществ в условиях пространственной изоляции. Редким фрагментом широколиственных лесов на фоне лугов и вплотную приблизившихся застроек можно назвать дубовую рощу в памятнике природы «Аганинская дубрава» в устье р. Кострома. Липово-пихтов-еловые пятна среди массивов вторичных лесов в границах природного заказника «Васеневский» в Шарьинском районе соответствуют зональной и провинциальной норме, но в силу многолетнего лесопромышленного освоения территории они оказались в роли редких. Леса с высоким ценотическим и видовым разнообразием. Высокую ценность представляют леса с максимально возможным числом вариантов лесных сообществ в типичных ландшафтах. Лесные сообщества малонарушенных ландшафтов крупной сегментной поймы р. Ветлуга в Шарьинском районе приурочены к пойменным гривам, сегментно вытянутым на несколько километров с шириной 50–300 м, и межгривным понижениям, где располагаются также луговые, часто заболоченные, сообщества. Растительность каждого гривного повышения характеризуется относительной изолированностью, поэтому лесные сообщества каждой гривы своеобразны (дубовые, сосновые, еловые, липово-вязовые). Высокие показатели ценотического разнообразия сопутствуют высокому уровню видового разнообразия территории. Растения межгривных понижений частично заходят под полог леса на гривах и, наоборот, лесные травы смешиваются с луговыми и болотными, что обеспечивает богатство видов.

Леса с высоким рекреационно-ресурсным потенциалом. В состав ООПТ выделены эстетически привлекательные, пригодные для отдыха людей и традиционного природопользования леса близ населенных пунктов: сосновые боры и старовозрастные ельники в Буйском, Вохомском, Кадыйском, Чухломском районах, близ г. Шарья. Высоко оценены ландшафты, включающие озера ледникового происхождения в Сусанинском и Островском районах. Крупные Чухломское и Галичское озера не сохранили прибрежные лесные ландшафты, пригодные для рекреации, но и оставшиеся фрагменты ценны для формирования пейзажей. Вошли в состав ООПТ леса, выполняющие функцию резерватов воспроизводства видов охотничьих животных. Сохранены крупные лесо-болотные территории с торфяными залежами – важный ресурсный резерв, полигон палеогеографических исследований и объект мониторинга глобальных изменений в заказниках: «Совега» в Солигаличском районе, «Болото Святое» и «Болото Костромское» в Чухломском районе.

Леса, имеющие культурное, научное и историческое значение. В составе природного заказника «Формозовский» в Поназыревском районе выделены под охрану лесные массивы – полигон биологических исследований известного зоолога А.Н. Формозова, зафиксировавшего в прошлом веке состояние ландшафтов. Лесные участки близ д. Шода в районе Костромского разлива – места, связанные с творчеством поэта Н.А. Некрасова. Ценны как историческое наследие островки бывших сосново-лиственничных корабельных рощ начала XIX века, уцелевших от вырубок и пожаров, в Макарьевском и Парфеньевском районах (Миндовский, 1924; Чарнецкий, 1913), где были обнаружены пни и стволы 300–350 летнего возраста – современники событий 1613 года призвания на царство первого царя династии Романовых на Костромской земле. Святой родник в урочище Княжья пустынь в Межевском районе – историческое место паломничества верующих. В Шарьинском районе сохранился

парк английского типа XIX века. В местечке Следово в Судиславском районе взята под охрану усадьба дворянской семьи Карцевых со старинными парковыми посадками.

Литература

Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват "Кологривский лес") // Абатуров Ю.Д. и др. М.: Наука, 1988.

Миндовский В. Древесные породы Костромского края // Труды Костромского научного общества по изучению местного края. Кострома, 1924. Вып. 33.

Чарнецкий В.М. Очерк истории выделения корабельных рощ из казенных дач в Костромской губернии // Сборник: Очерки состояния Костромско-Ярославского Управления Земледелия и Государственных Имуществ. Вып. 2. Кострома, типография Чемоданова А.Н., 1913 г. 205 с.

Identifying High Conservation Values at a national level: a practical guide // Steve Jennings, Ruth Nussbaum, Neil Judd and others. Prepared by ProForest, info@ProForest.net, 2002.

Olson D.M., Dinerstein E. 1998. The Global 200: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions // Conservation Biology, #12, pp. 502–515.

РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *ACONITUM* L. В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ФЛОРЕ

Нестеренко М.А., Колдаева М.Н.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Род *Aconitum* L. (борец) насчитывает около 350 видов, распространенных в северном полушарии: в Евразии, Северной Америке и Северной Африке. Наибольшее видовое разнообразие их сосредоточено в Восточной Азии, считающейся центром происхождения рода (Литвиненко, 1997). В России, по разным данным, произрастает около 70–75 видов, из них 40 встречаются на российском Дальнем Востоке (Луферов, 1995, 2004).

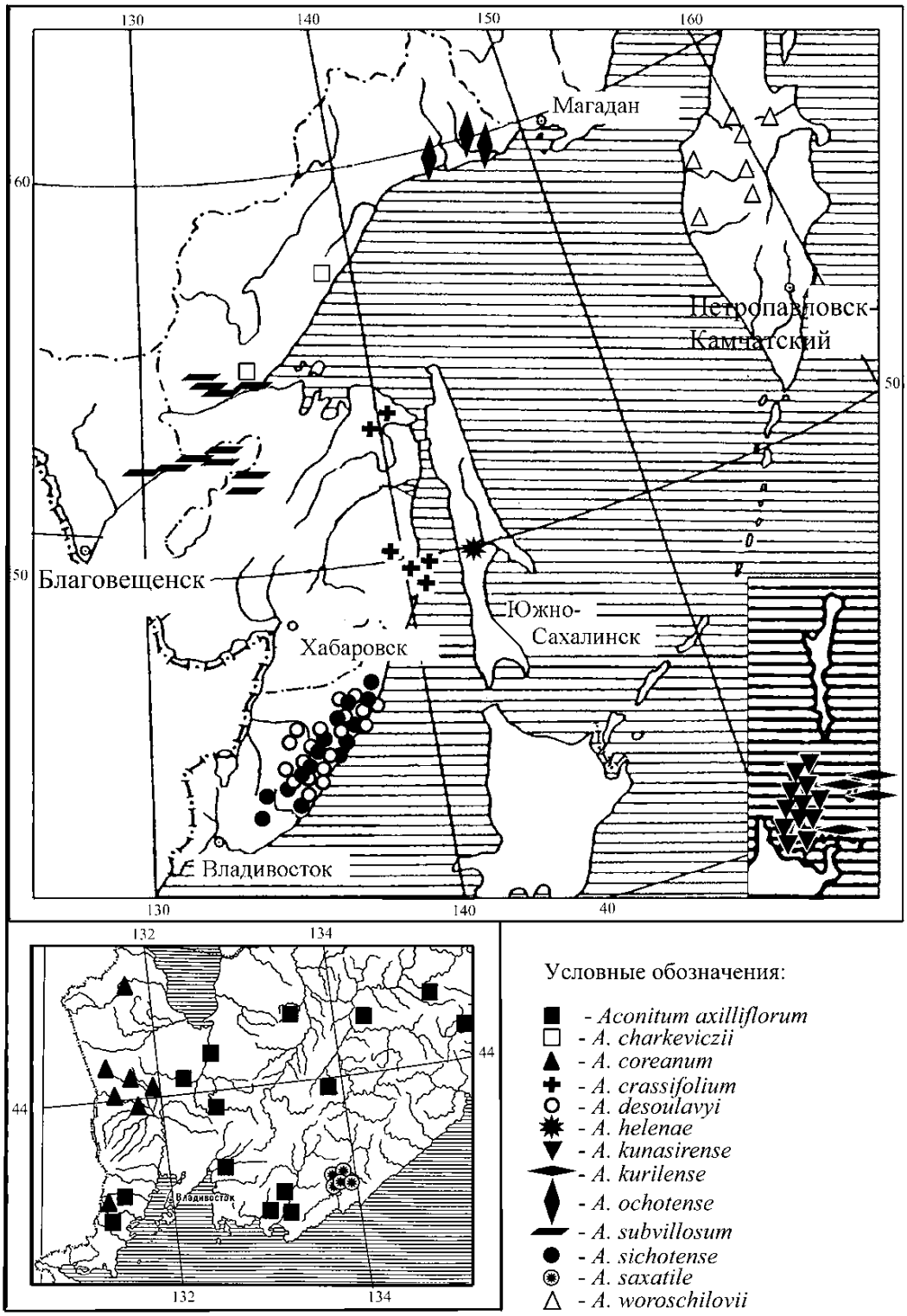
Борцы известны как очень ядовитые и, в то же время, ценные лекарственные растения, используемые как в официальной фармакопее, особенно в гомеопатии, так и в народной медицине (Гусынин, 1962; Шретер, 1975; Фруентов, 1987; и др.). Крупные, шлемовидной формы цветки в соцветиях, красивые рассеченные листья и, порой, внушительные размеры делают их заметными и перспективными для использования в качестве декоративных (Верещагин, Соболевская, Якубова, 1959; Тавлинова, 1998; и др.). Поэтому генофонд борцов представляет большой практический интерес и заслуживает сохранения.

Согласно литературным данным (Редкие и исчезающие …, 1981; Красная книга РСФСР, 1988; и др.) на территории России редкими и нуждающимися в охране на федеральном уровне считаются только 6 видов борцов европейской и сибирской флоры. Из видов дальневосточной флоры 2 рекомендовано к региональной охране – *A. sichotense* и *A. ochotense* (Харкевич, Качура, 1981). В списки редких растений, подлежащих охране в пределах отдельных краев и областей российского Дальнего Востока, внесен только *A. baburinii* (Красная книга Хабаровского края, 2000). Вместе с тем, среди дальневосточных борцов есть виды, состояние которых в природе свидетельствует о необходимости отнесения их к охраняемым природным объектам.

На основании проведенного изучения распространения, эколого-ценотических и биологических особенностей, кроме *A. sichotense* и *A. ochotense*, мы предлагаем придать статус редких еще 11 видам (табл., рис.).

По характеру распространения борцы, относимые нами к редким, можно разделить на две группы: локальные и эдемичные. Локальные – это субэндемичные виды, имеющие небольшой ареал, часть которого располагается на территории России, часть – на территории сопредельного государства: Китая, Кореи или Японии. Эндемичные виды встречаются только на российском Дальнем Востоке и имеют очень ограниченное распространение в его пределах (рис.). Эндемизм их носит преимущественно реликтовый характер (Ворошилов, Воробьев, 1962; Гурзенков, 1967). Указанная группа включает материковые эндемы и островные. К последним отнесено 2 таксона. Островные эндемы, в отличие от материковых, произрастают в особых природно-климатических условиях – в зоне господства морского климата. Кроме того, островная изоляция существенно ограничивает возможности их расселения.

Состояние перечисленных видов борцов в природе, кроме небольших размеров ареала, осложняется тем, что на территории обитания они встречаются спорадически, единично или небольшим числом рассеянных особей. Куртин, зарослей или других более или менее плотных скоплений эти виды не образуют. В основе этого лежат биологические особенности видов. Реальная семенная продуктивность и семенное размножение незначительные, вегетативное размножение слабое.



Карта распространения редких видов *Aconitum* дальневосточной флоры

Редкие виды *Aconitum*, произрастающие на российском Дальнем Востоке

Вид	Распространение на РДВ	Общий ареал	Местообитание	Категория редкости
1. *Aconitum axilliflorum* Worosch.	Прим. кр.: центр*. и юж. районы	С.-В. КНР (маньчжур. эндем)	Широколиственные леса, опушки, закустаренные склоны, задернованные галечники у ручьев, разнотравно-злаковые луга, склоны морских террас	LR ** (nt)
2. *A. charkeviczii* Worosch.	Хаб. кр.: сев. районы	Охотский эндем	Долинные леса, опушки, каменисто-щебнистые склоны сопок, кустарники	CR (A-1d,e, B-2)
3. *A. coreanum* (Lévl.) Rapaics	Прим. кр.: юж. районы	С.-В. КНР, п-ов Корея (маньчжур. эндем)	Суходольные луга, открытые глинисто-каменистые склоны сопок, кустарники, межсопочные понижения, поймы рек	VU (A-1d,e, B-2)
4. *A. crassifolium* Steinb.	Хаб. кр.: юж. районы	Эндем	Светлохвойные леса, опушки и поляны, редколесья, задернованные склоны и каменистые обнажения, вдоль горных ручьев	EN (A-1d,e, B-2)
5. *A. desoulavyi* Kom.	Прим. кр.: центр. районы	Сихотэ-Алинь-ский эндем	Леса, опушки и поляны, каменистые склоны сопок, изредка суходольные луга, водоразделы	LR (nt)
6. *A. helenae* Worosch.	Сахалин: центр. районы	Островной эндем	Подгольцовый пояс гор	CR (A-1d,e, B-2)
7. *A. kunasirense* Nakai	Южно-Кур. о-ва: о. Кунашир	Островной эндем	Лиственные и смешанные леса, опушки, луга, кочковатые болота, берега горных ручьев	LR
8. *A. kurilense* Takeda	Южно-Кур. о-ва: о. Шикотан, о. Юрий	Япония: о. Хоккайдо	Луга, кустарники, разреженные леса, склоны сопок, каменистые обнажения, расщелины скал	EN (A-1d,e, B-2)
9. *A. ochotense* Reichenb.	Хаб. кр.: сев. районы	Охотский эндем	Межгорные распадки, луга, кустарники, каменисто-щебнистые склоны сопок	EN (A-1d,e, B-2)
10. *A. saxatile* Worosch. et Vorobiev	Прим. кр.: юж. районы	Южно-уссурийский эндем	Влажные скалы, россыпи камней в лесном поясе гор	EN (A-1d,e, B-2)
11. *A. sichotense* Kom.	Прим. кр.: центр. и юж. районы	Сихотэ-Алинь-ский эндем	Осыпи, скалы, каменисто-щебнистые склоны, луга, большей частью у моря и в подгольцовом поясе гор	LR (nt)
12. *A. subvillosum* Worosch.	Амур. обл., Хаб. кр.: центр. районы	Западно-охотский эндем	Луга, разреженные леса, опушки и поляны, поймы рек, каменисто-щебнистые склоны гор	LR (nt)
13. *A. woroschilovii* A. Luferov	Камч. обл.: центр. и юж. районы	Эндем	Луга, особенно по долинам рек, закустаренные склоны, опушки, поляны, разреженные и светлохвойные леса	VU (A-1d,e, B-2)

Примечания: *Приводятся следующие сокращения: кр. – край, обл. – область, центр. – центральные, юж. – южные, сев. – северные, Амур. – Амурская, Камч. – Камчатская, Прим. – Приморский, Хаб. – Хабаровский, С.-В. КНР – Северо-восточный Китай, маньчжур. – маньчжурский.

**Категории редкости приведены по «IUCN Red List Categories» (1994).

Большинство борцов приурочено к различным лесным или луговым сообществам с рыхлыми, хорошо дренированными и достаточно влажными плодородными почвами (преимущественно мезофиты) (см. таблицу). Отдельные виды растут в специфических местообитаниях, например, на скалах (как *A. saxatile*, *A. kurilense*), каменистых склонах, располагающихся в пределах лесного пояса (как *A. axilliflorum*, *A. crassifolium*, *A. desoulavyi*). Более холодные местообитания: осыпи и каменистые склоны и скалы вдоль морских побережий или каменистые экотопы на верхней границе лесного пояса занимает *A. sichotense*, *A. helenae*.

Угрозу для большинства борцов представляет как заготовка в качестве лекарственного сырья, так и антропогенный пресс на места их обитания: рекреационные нагрузки, вырубки, пожары, возникающие как результат хозяйственной деятельности. Отдельные стенотопные виды, например, обитающие на скалах, к нарушению местообитаний особенно чувствительны. В качестве возможных мер охраны необходимо предпринять как сохранение природных местообитаний, так и введение в культуру.

Литература

Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. Полезные растения Западной Сибири. М.-Л., 1959. 348 с.

Ворошилов В.Н., Воробьев Д.П. Аконит скальный // Бюл. ГБС, 1962. Вып. 45

Гурзенков Н.Н. Эндемы флоры Приморья и Приамурья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1967. 22 с.

Гусынин И.А. Токсикология ядовитых растений. М., 1962. 624 с.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 2000. 453 с.

Литвиненко О.И. Морфогенез и строение подземных органов некоторых видов рода *Aconitum* L.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1997. 20 с.

Луферов А.Н. Род 16. Борец – *Aconitum* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 43–68.

Луферов А.Н. Таксономический конспект лютиковых (*Ranunculaceae*) Дальнего Востока России // Turczaninowia, 2004. Т. 7. Вып. 1. 86 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 264 с.

Тавлинова Г.К. Цветоводство. СПб., 1998. 464 с.

Фруентов Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока. Хабаровск, 1987. 350 с.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.,1981. 234 с.

Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М., 1975. 328 с.

IUCN Red List Categories. IUCN, Gland, Switzerland, 1994. 35 p.

НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Пересторонина О.Н., Савиных Н.П.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет (ВятГГУ)

Первоочередной задачей в долгосрочном сохранении биологического разнообразия является сохранение биоразнообразия *in situ* (Glowka et al., 1994). Мировым сообществом признана необходимость сохранения *in situ* 60% растений, находящихся под угрозой. 60% этих видов необходимо сохранить в доступных коллекциях – *ex situ*, предпочтительно в странах их происхождения; из них 10% охватить программами по восстановлению и возвращению в природу (Convention..., 2002).

Главной составляющей Конвенции о биологическом разнообразии (1994) является требование развития системы охраняемых природных территорий (СОПТ), которые рассматриваются не только как основа сохранения биоразнообразия, но и как основа обеспечения устойчивого использования биологических ресурсов. В Общеевропейской стратегии в области биологического и ландшафтного разнообразия разработаны основные принципы создания СОПТ, а Европейским союзом разработаны конкретные рекомендации по планированию национальной системы охраняемых природных территорий (Дэви, 2002).

Для решения этих задач необходима единая структурно и функционально непрерывная общеевропейская СОПТ. Согласно решению Всемирного саммита по окружающей среде в Йоханнесбурге (2002) все страны до 2010 года должны предпринять меры по обеспечению развития национальных и региональных экологических сетей для снижения современных темпов потери биоразнообразия.

С 2006 года в Кировской области начата работа по созданию и развитию системы особо охраняемых природных территорий. Одной из главных задач является определение предпосылок создания ООПТ Кировской области как части обеспечения экологической стабильности региона. В настоящее время в области общая площадь особо охраняемых природных территорий (ООПТ) составляет 191,983 тыс. га, это 1,59% (Харитонова, 2005). Что намного меньше общепринятых норм, которые составляют 10% от общей площади региона. На данный момент сеть ООПТ Кировской области представлена 204 единицами ООПТ различных категорий: государственный природный заповедник «Нургуш» федерального значения, 12 государственных заказников регионального значения, 188 памятников природы регионального значения и 3 лечебно-оздоровительных местности.

Планирование СОПТ проводится по экорегионам. На основе физико-географического районирования предполагается выделить в пределах Кировской области следующие экорегионы: северо-западный, восточный, центральный и южный.

В 2007 году проведены натурные исследования растительного мира на северо-востоке Кировской области с целью выявления новых территорий на основе их уникальности и природоохранной значимости. Были выявлены и обследованы наиболее значимые природные комплексы для сохранения биоразнообразия в пределах Афанасьевского района на всех уровнях в соответствии со всеми принципами, предписанными «Национальной стратегией..» (2001).

Экосистемный принцип предполагает сохранение отдельных биогеценозов или их участков. В пределах Афанасьевского района это такие сообщества:

– Вересковые боры (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) в окрестностях пос. Бор – самые южные на северо-востоке Кировской области. Ранее не отмечались для данной территории.

– Охрана пихтово-еловых лесов кислично-зеленомошниковых с высоким видовым богатством, в том числе с большим количеством редких и уязвимых видов в окрестностях сел Пашино и Гордино на р. Кама. Число видов в сообществе – около 100, из редких видов отмечены калипсо клубневая (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes), венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L.), адонис сибирский (*Adonis sibiricus* Patr.), присутствуют уязвимые виды: княжик сибирский (*Atragene speciosa* Weinm.), колокольчики крапиволистный (*Campanula trachelium* L.) и персиколистный (*C. persicifolia* L.). Пихтовые и елово-пихтовые леса на богатых почвах в окрестностях села Гордино, в них, дополнительно к указанным редким видам, произрастают пион

уклоняющийся (*Paeonia anomala* L.) и гроздовник виргинский (*Botrychium virginianum* (L.) Holub.). Охрана этих сообществ обеспечит сохранение эталонных среднетаежных лесов в регионе.

– Липовый лес в окрестностях пос. Лытка и дер. Силенки на р. Кама. Во флористическом составе фитоценоза отмечен клен остролистный (*Acer platanoides* L.), вяз (*Ulmus* sp.), калина (*Viburnum opulus* L.), волчеягодник обыкновенный (*Daphne mezereum* L.), ветреничка дубравная (*Anemonoides nemorosa* (L.) Holub), медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dum.), вороний глаз обыкновенный (*Paris quadrifolia* L.) и др. Липняк (*Tilia cordata* Mill.) возник на месте вырубленного зонального типа леса примерно 90 лет назад. Это свидетельствует о наличии рефугиумов широколиственного элемента на северо-востоке Кировской области. Также подтверждается восстановление аналогичных сообществ возможно существовавших в этих местах в прежние геологические эпохи. После восстановления вида эдификатора вероятно из более мелких рефугиумов вышли и другие широколиственные элементы. Поскольку сообщества достаточно локальны, по-видимому, на состав фитоценоза влияют и некоторые эдафические факторы. Поэтому сохранение этих территорий будет способствовать поддержанию биоразнообразия у северо-восточных границ распространения отдельных видов.

Необходим мониторинг этих сообществ, контроль и регулирование рекреационной нагрузки в них, реконструкция сообществ и возможное поддержание их естественного состояния.

Популяционно-видовой принцип предполагает изучение отдельных видов, их распространение и состояние.

На изученной территории выявлены популяции охраняемых редких видов на территории Кировской области (Красная Книга Кировской области, 2001), а также виды включенные в красные книги МСОП (1976), СССР (1984), РСФСР (1983) и Среднего Урала (1996).

– Популяции орхидных: *Cypripedium calceolus* L., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes.

– Популяции *Paeonia anomala* L. Вид произрастает у западной границы ареала. Встречается редко под пологом леса, чаще на сенокосных угодьях. Лимитирующими факторами является вырубка лесов, выкопка подземных органов, сбор растений на букеты.

– Популяции *Adonis sibiricus* Patr. Вид произрастает у западной границы своего распространения.

– Популяции *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Вереск – постплейстоценовый реликт с дизъюнктивным ареалом. Вид хорошо возобновляется семенным путем на вырубках и вдоль лесных дорог. А также при нарушении растительного покрова и минерализации почвы.

– Популяция *Cortusa matthioli* L. (кортуза Маттиола). Обнаружено новое местонахождение реликта с дизъюнктивным ареалом на территории Кировской области. Ранее вид был отмечен только в центрально-южном ботанико-географическом районе. Данная популяция расположена на надпойменной террасе, тянется узкой полосой вдоль р. Чус. С изменением гидрологического режима вид может исчезнуть. Также сбор растений в декоративных и лекарственных целях может сократить численность популяции.

– Популяции *Botrychium virginianum* (L.) Holub. (гроздовник виргинский). Вид встречается единично. Его редкость связана с особенностями размножения.

Для сохранения охраняемых видов предлагаем следующее: контроль за состоянием популяций охраняемых и уязвимых видов в местах их выявленного нахождения; изучение численности и возрастного состава популяций редких и уязвимых видов; составление программ сохранения видового разнообразия и поддержания численности и возрастного состава популяций на необходимом для длительного существования уровне.

Организменный принцип. С этих позиций особого внимания заслуживают посадки сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour). Сосна сибирская в пределах Афанасьевского района находятся на западной границе ареала этого вида. Поддержание в должном состоянии посадок соответствует международному направлению: сохранение биоразнообразия ex situ. Представляет особый интерес изучение энергии семенного размножения и семенного возобновления этих растений, их способностей к самовоспроизведению. Если семенное воспроизведение этих сосен имеет место, восстановление этих насаждений будет способствовать расселению вида на запад.

Все вышесказанное обеспечит **территориальный принцип** сохранения биоразнообразия.

Необходимо провести резервирование земель в пределах Афанасьевского района с целью сохранения его природных ресурсов. В период резервирования разработать проект организации на территории района различных ООПТ, а также предпринять ряд шагов, которые помогут устранить либо смягчить негативное антропогенное воздействие на его территорию.

Литература

Деви А. Планирование национальной системы охраняемых природных территорий. М., 2002. 60 с.

Красная книга Кировской области / Под ред. Н.С. Корытина, Л.Н. Добринского. Екатеринбург, 2001. 287 с.

Красная книга РСФСР (растения) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. М., 1983. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области) / Под ред. В.Н. Большакова, П.Л. Горчаковского. Екатеринбург, 1996. 280 с.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. М., 1984. Т. 2. 590 с.

Национальная Стратегия сохранения биоразнообразия в России / Под руководством Д.С. Павлова. М., 2001. 63 с.

Харитонова Н.В. Особо охраняемые природные территории Кировской области // Региональный доклад. Киров, 2005. С. 83–84.

Convention on Biological Diversity / Conference of the parties to the Convention on Biological Diversity. Hague, 2002.

Glowka et al. A guide to the Convention on Biological Diversity. IUCN, Gland. IUCN Environmental Law Centre. 1994. P. 30.

ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (КОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ)

Плотникова И.А.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Печоро-Илычский природный биосферный заповедник расположен на северо-востоке Европейской части России, на территории Республики Коми. По своим размерам (720 тыс. га) он является одним из крупнейших резерватов в Европе. Расположение на стыке Русской равнины и Уральской горной страны (Северный Урал) обусловило разнообразие в нем природных условий. На территории заповедника произрастает 20 видов орхидных, 14 из них включены в Красную книгу Республики Коми (1998), 3 вида – в Красную книгу РСФСР (1988).

В 2002–2006 гг. изучено шесть видов орхидных заповедника, подземные органы которых представлены корневищами: *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *E. helleborine* (L.) Crantz, *Listera ovata* (L.) R. Br. и *Goodyera repens* (L.) R. Br. Виды этой группы имеют вегетативные побеги, характеризующиеся неполным циклом развития, и моноциклические генеративные побеги. Для них характерен длительный прегенеративный период развития, высокая стабильность популяций и слабое семенное возобновление (Заугольнова и др., 1992). По классификации И.В. Татаренко (1996), *Cypripedium calceolus*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine* и *Listera ovata* относятся к короткокорневищной жизненной форме, *Cypripedium guttatum* – к длиннокорневищной, *Goodyera repens* – к ползучекорневищной зимнезеленой.

Обследовано 37 ценопопуляций (ЦП) этих видов. При их изучении использовали общепринятые методики (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988; Злобин, 1989), с учетом специфики изучения редких видов (Программа и методика..., 1986). Счетной единицей был взят побег. Выделение возрастных состояний: ювенильного (j), имматурного (im), взрослого вегетативного (v) и генеративного (g) проводили по морфологическим параметрам надземных органов – числу листьев, их размерам и числу жилок по разработкам для данных видов (Денисова, Вахрамеева, 1978; Татаренко, 1996; Вахрамеева и др., 1997; Тетерюк, 2003 и др.).

Изученные виды распространены по территории резервата неравномерно, наибольшее их число произрастает в предгорном ландшафтном районе, что связано с увеличением в нем разнообразия экотопов и появлением многочисленных обнажений карбонатных пород, служащих аккумулятором редких таксонов. *Cypripedium calceolus* в пределах заповедника чрезвычайно редок: известны три его местонахождения на выходах известняков по р. Илыч и одно – в разнотравном сфагновом ельнике на окраине болоте в долине р. Печора (Лавренко и др., 1995; Плотникова, 2004). *C. guttatum* и *Epipactis atrorubens* встречаются на скалах, открытых обнажениях, щебнистых осыпях или под пологом разреженных лесов по береговым склонам предгорного ландшафтного района. *Epipactis helleborine* отмечен лишь в трех точках равнинного района заповедника: в ельнике разнотравно-сфагновом и сосняке кустарничково-сфагновом. *Goodyera repens* распространена в основном в равнинном и предгорном ландшафтных районах, в горной части и на севере резервата редка. Произрастает в еловых, пихтово-еловых чернично-зеленомошных или травяно-зеленомошных лесах на водоразделах и береговых склонах (Лавренко и др., 1995). *Listera ovata* спорадически встречается в предгорном районе, очень редко – в лесном поясе горных районов. Произрастает на крупных болотных массивах с богатым минеральным питанием в травяно-сфагновых сообществах на их окраинах или на небольших облесенных травяно-моховых ключевых болотах по береговым склонам ручьев.

Характеристика ЦП изученных видов приведена в таблице. Численность ЦП короткокорневищных видов в Печоро-Илычском заповеднике составляет несколько десятков, реже сотен особей. Средняя плотность небольшая: 0,8–6,0 особей на 1 м^2 у *Epipactis atrorubens*, 1,4–2,2 – у *E. helleborine*, 1,1–2,0 – у *Listera ovata*, 7,6–8,5 – у *Cypripedium calceolus*. ЦП длиннокорневищного вида *C. guttatum* достаточно крупные, насчитывают от нескольких сотен до нескольких тысяч побегов и имеют плотность 12–102 особей на 1 м^2. Наиболее крупная из изученных ЦП башмачка пятнистого в Печоро-Илычском заповеднике (ЦП 4) расположена на скалах напротив кордона Шежим-Печорский (более 5000 растений). В ЦП 3 в 1986 г., по данным В.В. Федотова (1986), насчитывалось 450 растений. За последние 20 лет количество особей в данной ЦП возросло в два раза, при увеличении занимаемой ими площади. *Goodyera repens* образует различные скопления, от нескольких де-

сятков до сотен особей, с плотностью от 8 до 223 побегов на 1 м^2. Площадь их составляет от 1 до 3–6 м^2. Наиболее крупная по численности и площади ЦП 9 – несколько тысяч побегов, в остальных ЦП численность составляет от нескольких десятков до сотен особей.

Характеристика ЦП корневищных орхидных в Печоро-Илычском заповеднике

ЦП	Численность	Плотность особей на 1 м^2	Онтогенетический спектр, %			
			j	im	v	g
Cypripedium calceolus						
1	13		-	-	15,4	84,6
2	более 100	8,5±1,7	8,8	17,6	26,5	47,1
3	более 200	7,6±2,5	6,6	33,6	42,1	17,8
Cypripedium guttatum						
1	800	31,9	9,0	55,4	25,0	10,6
2	2000	5,9	4,5	57,6	33,9	4,0
3	более 1000	12,9	9,6	54,8	29,1	6,5
4	более 5000	55,6	4,3	68,0	23,0	4,7
5	2000	102,5	11,0	61,5	16,1	11,5
6	более 2000	92,0	6,5	51,1	29,9	12,5
7	около 100	20,7	7,0	48,9	33,3	10,8
Epipactis atrorubens						
1	100	1,4±0,4	4,6	24,5	38,5	32,4
2	92	1,8±0,3	5,5	26,4	33,0	35,2
2	41	0,8±0,2	7,3	22,0	24,4	46,3
4	150	6,0±1,2	0,8	5,8	19,2	74,2
5	более 100	2,4±0,3	2,7	24,7	38,4	34,2
6	более 100	4,3±0,9	6,2	22,3	53,1	18,5
7	более 100	4,5±0,5	1,5	7,6	56,6	24,3
Epipactis helleborine						
1	60	2,2±1,2	2,8	6,9	11,1	79,2
2	100	1,4±0,8	4,5	14,3	9,8	71,4
Goodyera repens						
1	150	30,0±13,6	9,3	40,0	46,0	4,7
2	37	12,3±11,8	10,8	37,8	40,5	10,8
3	150	11,5±2,0	7,1	57,5	24,4	11,0
4	140	23,2±7,5	12,9	46,8	25,2	15,1
5	240	79,0±33,9	12,7	46,0	33,3	8,0
6	110	8,6±3,2	1,9	32,0	43,7	22,3
7	250	49,6±17,4	6,9	48,8	37,1	7,3
8	360	42,4±9,9	3,8	38,1	41,0	17,1
9	более 1000	40,3±11,5	6,0	56,8	18,4	18,9
10	250	21,0±7,6	6,7	45,2	23,3	24,8
11	220	39,6±13,7	11,6	54,5	26,3	7,6
12	около 100	16,2±4,5	4,1	36,1	32,0	27,8
13	более 500	223,7	9,7	27,0	27,8	35,5
14	около 300	61,5±15,4	6,5	29,3	42,3	22,0
15	около 400	70,0±18,0	7,1	51,4	25,0	16,4
Listera ovata						
1	более 100	2,0±0,4	24,8	16,8	5,9	52,9
2	более 100	1,1±0,2	7,5	18,9	9,4	64,2
3	около 100	1,6±0,3	1,9	24,1	48,1	25,9

Изученные ЦП орхидных нормальные полночленные, кроме одной ЦП *Cypripedium calceolus*, где отсутствуют молодые (ювенильные и имматурные) растения. Эта ЦП расположена в разнотравном заболоченном лесу. В ней затруднено семенное размножение, так как ювенильные особи появляются только благодаря нему и развиваются при наличии грибов – микоризообразователей. По данным И.В. Блиновой (Blinova, 2002), на северной границе ареала существует два основных фактора, неблагоприятно воздействующих на популяции *C. calceolus* – короткий и холодный вегетационный сезон и недостаток специфических опылителей. Возможно, в изученной нами ЦП семенное размножение затруднено именно из-за отсутствия насекомых опылителей. Эта ЦП состоит из одного клона – 13 побегов. Но, по мнению T.C. Wells (1994), даже один клон этого вида может существовать достаточно долго.

В ЦП короткокорневищных видов в Печоро-Илычском заповеднике преобладают в основном генеративные и взрослые вегетативные особи (см. табл.), что связано с большей длительностью этих онтогенетических периодов, а также вегетативным размножением генеративных особей, в результате чего из почек возоб-

новления развиваются побеги с признаками уже взрослых растений. Вегетативное размножение, сопровождающееся более глубоким омоложением потомства, наблюдается в ЦП *Goodyera repens*, где наряду с взрослыми вегетативными большое участие в структуре ЦП принимают имматурные растения. Базовый онтогенетический спектр этого вида в заповеднике – 7,8:43,2:32,4:16,6. Онтогенетические спектры изученных ЦП *Cypripedium guttatum* – полночленные, левосторонние с максимумом на молодых (имматурных) особях (48,9–68,0%), что свидетельствует об активном вегетативном размножении, которое происходит с частичным омоложением потомства до взрослого вегетативного и имматурного состояний. Присутствие ювенильных особей семенного происхождения в ЦП изученных видов орхидных свидетельствует о том, что численность в них поддерживается не только вегетативным способом.

Таким образом, изученные корневищные виды орхидных в Печоро-Илычском заповеднике имеют в основном узкую экологическую амплитуду и приурочены к определенным местообитаниям: *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum* и *Epipactis atrorubens* встречаются на скалах предгорного района резервата, E. helleborine – в разнотравных лесах равнинного района, *Goodyera repens* связана с ельниками зеленомошниками, Listera ovata – с болотами предгорного района. Обследованные ЦП довольно крупные, численностью от нескольких десятков до сотен побегов, онтогенетические спектры их – нормальные полночленные, за исключением одной ЦП *Cypripedium calceolus*. Наличие семенного и активного вегетативного размножения указывает на возможность дальнейшего существования этих видов на данной территории.

Литература

Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Баталов А.Е., Тимченко И.А., Богомолова Т.И. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области. М., 1997. Вып. 13. С. 50–87.

Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (венерин башмачок) // Биол. флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62–70.

Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80–91.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.

Красная книга Республики Коми: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М.; Сыктывкар, 1998. 528 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 592 с.

Лавренко А.Н., Улле З.Г., Сердитов Н.П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 256 с.

Плотникова И.А. К распространению некоторых видов орхидных в Печоро-Илычском заповеднике // Проблемы особо охраняемых природных территорий европейского севера: Материалы докладов научно-практической конференции. Сыктывкар, 2004. С. 122–124.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 33 с.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.

Тетерюк Л.В. Башмачок настоящий, башмачок пятнистый // Мартыненко В.А., Полетаева И.И., Тетерюк Б.Ю., Тетерюк Л.В. Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003. С. 28–58.

Федотов В.В. Состояние популяций редких видов // Летопись природы Печоро-Илычского биосферного заповедника. Книга 40. 1986. Якша, 1987. С. 26–33.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977. 131 с.

Blinova I.V. A northernmost population of *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*): demography, flowering, pollination. Selbyana. 2002. Vol. 23 (1). P. 113–120.

Wells T.C. Population ecology of British terrestrial orchids // Proc. 14th World Orchid Conf. 1993. Edinburgh, 1994. P. 170–175.

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *DIANTHUS ACICULARIS* FISCH. EX LEDEB. И *OXYTROPIS PONOMAREVII* KNJASEV В ГОРНЫХ СТЕПЯХ УРАЛА

Подгаевская Е.Н.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Характерная черта современной эпохи – раздробление популяций растений, сокращение их численности в результате разнообразных антропогенных воздействий. Высока вероятность того, что в результате деятельности человека, популяции многих видов растений могут перейти в категорию малых. В связи с эти необходимы исследования наиболее уязвимых в настоящее время видов – редких и эндемичных растений. Для большинства этих видов растений характерна узкая специализация, приспособленность к существованию в

строго определенных условиях среды и в условиях низкой конкуренции со стороны других растений. Изучение редких и эндемичных видов растений позволяет выяснить закономерности их существования в форме малых изолированных популяций. С другой стороны, такие исследования необходимы для организации мониторинга и разработки мер охраны редких видов растений (Горчаковский, 1969; Горчаковский, Зуева, 1984).

Целью исследования было изучение состояния популяций двух скально-горностепных эндемиков Урала гвоздика иглолистная *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. и остролодочник Пономарева *Oxytropis ponomarevii* Knjasev. Данные виды растений распространены прерывисто, так как тесно связаны с каменистым субстратом и продуктами выветривания горных пород.

Исследования проводили на Ильменских, Потаниных и Леоновских горах в сообществах горных степей. В каждом сообществе на трансектах (10 м^2), разделенных на учетные площадки по 1 м^2, картировали все особи и определяли их возрастное состояние (Ценопопуляции…, 1976; 1988). Затем определена плотность особей (М), индексы возрастности – Δ и эффективности – ω (Уранов, 1975; Животовский, 2001), восстановления (Iв) и замещения (Iз) (Жукова, 1987), на основании этих данных определяли тип ценопопуляции. По своему объему изученные нами популяции иногда крупнее ценопопуляций в понимании Т.А. Работнова (1975) и А.А. Уранова (1975).

Гвоздика иглолистная – эндемик Урала. Внесен в Красные книги Среднего Урала и Республики Башкортостан. Стержнекорневой каудексообразующий подушковидный полукустарничек, размножается только семенами (Горчаковский, Степанова, 1994). Встречается на Южном и Среднем Урале в горных степях, на известняковых обнажениях по берегам рек, на останцевых холмах (шиханах), по известняковым скалам заходит в южную часть Северного Урала.

Изучено четыре ценопопуляций (цп) гвоздики иглолистной – Ильменская-1 и Ильменская-3 «молодые», а Ильменская-2 и Леоновская – «переходные» (табл.). Каждая ценопопуляция имеет характерные особенности возрастного спектра. Цп Ильменская-1 инвазионного типа, поскольку в спектре преобладают прегенеративные особи (70,7%), а доля генеративных и постгенеративных особей составляет всего 25,9% и 3,33% соответственно. Кроме того, ценопопуляция отличается высокой плотностью и довольно высокими индексами восстановления и замещения. Все это указывает, что в данный момент времени мы наблюдаем в ценопопуляции волну возобновления. Цп Ильменская-3 «молодая», поскольку доля прегенеративных особей составляет более половины всех особей – 55,6%, доля генеративных растений также высокая – 43,4%, а постгенеративная фракция составляет всего 0,98%, индексы восстановления и замещения высокие. Возрастной спектр демонстрирует налегание восходящей (на ювенильных) и нисходящей (на молодых генеративных растениях) волн. Цп Ильменская-2 «переходного» типа, так как в спектре преобладают генеративные растения – 68,8%, а доля прегенеративной фракции составляет всего 23,7%. На момент наблюдения возобновление цп затруднено, о чем свидетельствует малое число прегенеративных растений и низкие индексы восстановления и замещения. В цп Леоновская доля прегенеративной фракции 41,6%, а генеративной 56,9%, максимумы на молодых и старых генеративных растениях, отсутствуют проростки, индексы восстановления и замещения низкие.

Характеристика изученных ценопопуляций *Dianthus acicularis* Fisch ex Ledeb.

ЦП	pl	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss+s	M	Индексы			
										Δ	ω	$I_в$	$I_з$
Ильменская-1	6	70	125	118	47	31	39	15	45,1	0,32	0,41	2,7	2,4
Ильменская-2	0	15	9	17	45	37	37	13	17,3	0,44	0,67	0,3	0,3
Ильменская-3	22	43	29	20	46	27	16	2	20,5	0,28	0,46	1,3	1,2
Леоновская	0	29	25	12	33	23	35	3	16	0,39	0,56	0,7	0,7

Гвоздика иглолистная хорошо возобновляется семенным путем, имеет высокую (около 50%) приживаемость проростков. В наиболее благоприятные годы происходит массовое прорастание семян, что приводит к появлению локальных максимумов на группах проростков и ювенильных растений и в дальнейшем появлении новой волны возобновления в популяции.

Остролодочник Пономарева – эндемик Южного Урала. Внесен в Красную книгу Челябинской области. Стержнекорневой каудексообразующий травянистый многолетник, размножается исключительно семенами. Встречается в горных степях на вершинах невысоких хребтов северной части восточного макросклона Южного Урала – горы Вишневые, Потанины, Ильменские (Князев, 2001).

Исследованная популяция расположена на остепненном участке небольшой вершины близ горы Пургина (Потанины горы). Здесь остролодочник произрастает в петрофитных вариантах настоящих степей и сообществах кустарниковых степей, которые представлены разнотравно-пустынноовсецовыми и разнотравно-ковыльными степями с участием вишни степной и спиреи городчатой. Популяция нормальная, неполночленная (отсутствуют ювенильные растения). Абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на молодые генеративные растения (28,2%), высока доля старых генеративных растений (25,6%), доля прегенератив-

ной фракции составляет 33,3% и 23,1% из них это виргинильные растения, число постгенеративных особей – 2,6%. По классификации «дельта-омега» популяция относится к переходному типу. Плотность популяции 2,1 шт/м^2, индексы восстановления (0,44) и замещения (0,42) очень низки. Все это свидетельствует о плохом возобновлении в популяции. Если процессы зарастания в сообществе продолжатся, то возможно полное исчезновение остролодочника из этого местообитания.

Изученные виды – вегетативно неподвижные растения, размножаются только семенным путем. Произрастают в сообществах с низким проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса, где ослаблена конкуренция со стороны других растений. Репродуктивная стратегия сводится к быстрому захвату свободных от растительности оголенных участков, появляющихся в результате эрозии или воздействия копытных животных и человека, а также обеспечивает возможность длительного существования малых по численности популяций на участках с благоприятными эдафическими условиями (каменистые склоны, обнажения скал и др.).

Популяции скально-горностепных эндемиков могут сокращаться как в результате естественных причин – зарастание сообществ, что приводит к повышению проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса и выходу на доминирующие позиции дерновинных злаков, так и в результате антропогенных воздействий – разрушение местообитаний в результате заготовки строительного камня, добычи известняка, выпаса скота, рекреационного воздействия.

Эндемичные скально-горностепные растения должны быть объектами особой охраны. Необходима организация мониторинга состояния их популяций в характерных местах произрастания, а также выявление и разработка конкретных меры охраны для каждого вида.

Работа выполнена при поддержке гранта НШ-1025.2008.4

Литература

Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.

Горчаковский П.Л., Зуева В.Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов // Экология. 1984. № 3. С. 3–11.

Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Уральский скально-горностепной субэндемик *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.: онтогенез и динамика популяций // Экология. 1994. № 5/6. С. 3–11.

Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. // Экология, 2001. № 1. С. 3–7.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. II. Виды родства *Oxytropis ambigua* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 126–133.

Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5–17.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) М.: Наука, 1988. 184 с.

РЕДКИЕ РАННЕЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Попова О.А.

Чита, Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический университет им. Н.Г. Чернышевского

В Читинской области произрастает более 1700 видов растений. В «Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа» (2002) включено 154 вида, из них 144 вида принадлежат к цветковым растениям, из которых 39 видов являются раннецветущим растениям (Попова, 2004). Среди них отмечено 5 видов, подлежащих охране на федеральном уровне – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Orchis militaris* L., *Iris ventricosa* Pallas, *I. ivanovae* V. Doronkin, *Rhodiola rosea* L. Особую группу видов, нуждающихся в охране среди раннецветущих растений, составляют растения-реликты, которые сохранили на территории региона реликтовые местонахождения (19 видов). Среди третичных реликтов наиболее ценными являются реликты ксерофильной палеогеновой флоры: *Kalidium foliatum* (Pallas) Moq., *Nitraria sibirica* Pallas, *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don fil. (Малышев, Пешкова, 1984). Самую многочисленную группу составляют третичные неморальные реликты (12 видов). Некоторые из них, такие как *Adoxa orientalis* Nepomn., *Corylus heterophylla* Fischer ex Trautv., *Quercus mongolica* Fischer ex Ledeb., *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Ledeb., *Euonymus maackii* Rupr., *Euphorbia dahurica* Peschkova, встречаются на территории области очень редко и находятся здесь на западном пределе распространения. К группе ксерофитных неогеновых третичных реликтов принадлежит *Tulipa uniflora* (L.) Besser ex Baker. Это единственный представитель древнего средиземноморского рода тюльпан на территории региона.

Исследования показали, что 28 видов раннецветущих растений, из числа охраняемых, находятся в Восточном Забайкалье на границе своего ареала (Попова, Дулепова, 1997). Большая их часть (18 видов) находится на западной и северо-западной границе; три вида – *Iris tenuifolia* Pallas, *Salix gordejevii* Chang et Skvortsov, *Nitraria sibirica* – на северной; *Myricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb., *Viola canina* L. – на северо-восточной; *Orchis militaris* – на восточной, а *Arctous alpina* – на южной границе ареала. В критическом состоянии в регионе находится 2 вида (*Tulipa uniflora*, *Orchis militaris*) охраняемых раннецветущих растений (5,1%), у 18 видов (46,2%) численность значительно сокращается, а 19 видов (48,7%) встречаются в таком небольшом количестве и на ограниченных территориях, что при неблагоприятных условиях их популяции могут исчезнуть.

Наиболее действенную охрану редких видов растений осуществляют особо охраняемые природные территории, в первую очередь, заповедники. Наши исследования показали, что под охраной заповедников находится только 20 из 39 нуждающихся в охране раннецветущих растений Восточного Забайкалья.

Сохондинский государственный биосферный заповедник расположен на северо-восточной периферии Хэнтей-Чикойского нагорья. Большая часть территории (83%) относится к горным лесам. Преобладающей породой является лиственница Гмелина (55% лесопокрытой площади), затем кедр или сосна сибирская (28,3%), далее идет кедровый стланик (5,3%). Лиственные породы занимают 5,6%. Нелесная площадь представлена гольцами, каменистыми россыпями, болотами. Небольшие участки степей встречаются по долинам рек, примыкающим к Алтано-Кыринской котловине. Так как степи здесь находятся на верхнем пределе распространения, в крайних условиях существования они представляют собой молодые образования, возникшие на месте каменистых осыпей и остепненных парковых лесов. То же самое можно сказать и о луговой растительности. В большинстве случаев это молодые растительные формации, возникшие на месте ивово-ерниковых зарослей и различных по составу лесов, уничтоженных рубками и пожарами. Поэтому в Сохондинском государственном биосферном заповеднике находится под охраной только 11 из 39 видов раннецветущих растений, подлежащих охране (*Gagea hiensis* Pascher, *Fritillaria dagana* Turcz. ex Trautv., *Berberis sibirica* Pallas, *Rhodiola rosea* L., *R. quadrifida* (Pallas) Fischer et Meyer, *Armeniaca sibirica* (Pallas) Fischer et Meyer, *Myricaria longifolia*, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Rhododendron aureum* Georgi, *Primula nivalis* Pallas, *Viola canina*). Большинство видов приурочены к лесному и высокогорному поясу.

Государственный природный биосферный заповедник «Даурский» состоит из 5 изолированных озерных и степных участков. В него вошли озера Бурун-Торей и Зун-Торей со всеми островами акватории. Большая площадь озер, их солонцеватость оказали существенное влияние на растительность прилегающих территорий. Здесь господствует галофитовая и степная растительность. В составе последней преобладают различные сообщества леймусовых и полидоминантных 4-х злаковых степей и отсутствуют уникальные и редкие для территории Даурии и России степные сообщества, нуждающиеся в охране в первую очередь (нителистниковые степи и различные типы ее ассоциаций). Настоящие луга и леса в заповеднике полностью отсутствуют. В государственном природном биосферном заповеднике «Даурский» охраняется девять степных и пустынно-степных видов (*Tulipa uniflora*, *Iris ivanovae*, *I. tenuifolia*, *I. ventricosa* Pallas, *Kalidium foliatum*, *Oxytropis stukovii* Palibin, *Nitraria sibirica*, *Euphorbia fischeriana* Steudel, *Physochlaina physaloides*).

Поскольку любой редкий и исчезающий вид всегда является компонентом какой-либо экосистемы, а уникальные экосистемы всегда включают какие-либо редкие виды (эндемичные, реликтовые, исчезающие), видовая охрана редких растений должна осуществляться в основном через охрану экосистем. Уникальные экосистемы и сообщества с редкими эндемичными, реликтовыми и исчезающими видами раннецветущих растений наиболее богато представлены в лесостепных районах региона или на территории Аргунской лесостепи, где охраняемые территории в настоящее время полностью отсутствуют. Необходимость организации ООПТ в этой части региона неоднократно обосновывалась в работах Б.И. Дулеповой, О.А. Поповой, Н.В. Уманской (2001), Б.И. Дулеповой (2003), О.В. Корсуна (2004).

Особого внимания заслуживает сохранение редких видов, которые в настоящее время находятся вне охраняемых территорий. Эта группа редких раннецветущих растений состоит из 19 видов. Семь видов имеет восточно-азиатский ареал (*Convallaria manshurica* (Kom.) Knorr., *Salix gordejevii* Chang et Skvortsov, *Quercus mongolica*, *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg., *Aquilegia atropurpurea* Willd., *Euonymus maackii* Rupr., *Primula sieboldii* E. Morren), 5 – маньчжуро-даурский (*Fritillaria maximowiczii*, *Corylus heterophylla*, *Euphorbia dahurica*, *Rhamnus davurica*, *Lonicera chrysantha*), по 2 – эндемичный (*Adoxa orientalis*, *Corydalis udocanica* Peschkova) и охотский (*Corydalis paeonifolia* (Stephan) Pers., *Atragene ochotensis* Pallas) и один – североазиатский (*Adonis apennina* L.). У большинства этих видов (за исключением *Adonis apennina*) в Восточном Забайкалье проходит западная граница ареала. Имеющиеся на территории региона заповедники не могут решить проблему охраны этих редких растений. Для их сохранения представляется гораздо более эффективной организация в восточных районах области в верхней части бассейна реки Амур небольших по площади, четко ограниченных в пространстве территорий с особым режимом охраны.

Особое экологическое значение восточных районов Забайкалья для поддержания биологического разнообразия растений этого региона в значительной степени определяется спецификой их географического положения и климатических условий. Значительная часть территории Восточного Забайкалья находится в крайне засушливых климатических условиях, что накладывает отпечаток на состав флоры. Нер-

чинско-Заводский и Газимурово-Заводский районы, пограничные с предгорьями Большого Хингана на востоке, оказались в несколько лучших условиях увлажнения. В этих районах выпадает больше осадков (360 мм в год в с. Нерчинский Завод, тогда как в целом по региону около 280–300 мм). Условия увлажнения являются основной причиной, благодаря которой в этих районах сохраняется большое количество маньчжурских видов (Пешкова, 1968). Подсчеты, проведенные О.В. Корсуном (2004), показали, что число лесных и лесостепных видов растений маньчжурского происхождения, занесенных в «Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа», изменяется в широтном направлении следующим образом. Так, если в бассейне Аргуни (Нерчинско-Заводский и Газимурово-Заводский районы) отмечено 93% видов растений данной группы, то для Шилки известно всего 49%, для низовий и среднего течения Онона – 29%, а для верховий Онона – лишь 15%. В Восточном Забайкалье эти виды находятся на границе своего ареала в условиях экологического пессимума. Значительное число видов, оказавшись в экстремальных условиях существования, концентрируются в силу этого в рефугиальных сообществах. В Восточном Забайкалье роль таких рефугиумов выполняют широкие, хорошо прогреваемые поймы рек и приуроченные к ним южные склоны сопок. Примером таких рефугиумов являются четыре интересных территории в бассейне рек Шилка, Нерча, Аргунь, Будюмкан. В них для охраны редких раннецветущих растений региона, которые оказались вне территории заповедников, можно организовать несколько участков с особым режимом природопользования (табл.).

Территории с участием редких раннецветущих растений Восточного Забайкалья для организации особого режима природопользования

№	Редкие виды	Предлагаемые территории Аргунской Даурии			
		р. Будюмкан пос. Урюпино	р. Шилка, падь Матакан	р. Нерча, Шивкинские скалы	р. Аргунь пос. Кадая
1	*Convallaria manshurica*	+		+	+
2	*Quercus mongolica*	+			
3	*Ulmus japonica*	+	+		
4	*Aquilegia atropurpurea*	+	+	+	+
5	*Betula davurica*	+			+
6	*Primula sieboldii*	+	+	+	
7	*Fritillaria maximowiczii*	+			
8	*Corylus heterophylla*	+			
9	*Rhamnus davurica*	+	+		
10	*Lonicera chrysantha*		+		
11	*Adoxa orientalis*	+			
12	*Corydalis paeonifolia*	+			
13	*Atragene ochotensis*	+	+	+	+
14	*Adonis apennina*	+		+	+
15	*Euphorbia fischeriana*	+	+	+	+
16	*Iris ventricosa*				+
17	*Armeniaca sibirica*		+	+	+
18	*Berberis sibirica*			+	
	Всего	14	8	8	8

Помимо этого нами в ходе исследований выявлено девять видов раннецветущих растений, заслуживающих срочных мер охраны. Эти виды произрастают вне охраняемых территорий и их распространение в Сибири ограничено преимущественно Восточным Забайкальем (*Ulmus macrocarpa* Hance, *Betula davurica* Pallas, *Ajuga multiflora* Bunge). Они являются неморальными реликтами и в Восточном Забайкалье у них проходит граница ареала (*Rhamnus erythroxylon* Pallas, *Atragene macropetala* Ledeb., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem.), или локальными эндемиками (*Rhamnus* × *pissjaukovae* O.A. Popova, *Oxytropis mixotriche* Bunge, *O. prostrate* (Pallas) DC.). Все эти виды мы рекомендуем для охраны на региональном уровне и предлагаем дополнительно включить в Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа.

Литература

Дулепова Б.И. Зеленая книга Забайкалья: Монография. Чита, 2003. 52 с.

Дулепова Б.И., Попова О.А., Уманская Н.В. Экосистемы Даурской лесостепи, нуждающиеся в охране // Проблемы охраны растительного мира Сибири: Тезисы докладов международного совещания. Новосибирск, 2001. С. 36–37.

Корсун О.В. Особенности природных комплексов Восточного Забайкалья и выделение новых охраняемых территорий // Флора и растительность Даурии: исследования и охрана. Чита, 2004. С. 10–21.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения) / Ред. А.П. Островский и др. Чита, 2002. 280 с.

Малышев Л.И. Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 263 с.

Пешкова Г.А. Особенности флоры и растительности крайнего юго-востока Даурии (Нерчинско-Заводской район) // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 7. С. 990–992.

Попова О.А., Дулепова Б.И. Редкие виды растений (карта) // Атлас Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. М., 1997. С. 24.

Попова О.А. Редкие и нуждающиеся в охране раннецветущие растения Восточного Забайкалья // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвящ. 200-летию каф. высших растений МГУ (Москва, 26–30 января 2004 г.). М., 2004. С. 115–116.

МОНИТОРИНГ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

Рубцова Т.А., Зайцева Н.В.

Биробиджан, Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН

Необходимость выявления биологического разнообразия и организация его мониторинга на сегодняшний день является одним из приоритетных направлений развития современной экологии и охраны природы. Однако в настоящее время наибольшее развитие получили системы мониторинга абиотических факторов, к которым следует отнести мониторинг загрязнения атмосферного воздуха, почв; качества поверхностных вод и их ресурсов; геологической среды, в том числе их качества и ресурсов и т.п. (Первый национальный.., 1997). Для полноценного и всестороннего мониторинга окружающей среды этих наблюдений явно недостаточно. По мнению С.В. Саксонова (2001), необходимость охраны биологического разнообразия и организации его мониторинга диктуется тремя группами причин: функционально-биосферными, ресурсно-экономическими и морально-этическими.

Наиболее полное определение понятия «мониторинг биоразнообразия», на наш взгляд, дали В.Е. Соколов и Ю.С. Решетников (1997): «… это комплексная информационная система наблюдений за состоянием биоты в целях выявления, анализа и прогнозирования возможных изменений на фоне естественных процессов и под действием антропогенных факторов».

Мониторинг биоразнообразия – это один из этапов сохранения биоразнообразия и прежде, чем перейти к уровню наблюдений, необходимо:

1. Выявить таксономическое разнообразие и его простые показатели, например такие как: индексы доминирования, показатели выраженности и т.п.;

2. Выделить доминантные виды и выяснить их функциональную роль в экосистеме, оценить биомассу и численность основных видов, проанализировать внутрисистемные связи и роли абиотических факторов в динамике численности популяций, определить основные потоки энергии (Соколов и др., 1997).

В организации и ведении мониторинга можно выделить следующие принципы:

1. Выбор районов зависит от целей и задач конкретного мониторинга. Наблюдения можно проводить на эталонных территориях (обычно – заповедных), на фоновых участках (для стандартных наблюдений) и в зонах с антропогенной трансформацией. При выборе районов для мониторинга биоразнообразия прежде всего необходимо ориентироваться на участки с повышенным числом видов. Особого внимания заслуживают участки с повышенным эндемизмом и уникальные экосистемы.

2. Периодичность сбора данных. Наблюдение и анализ данных может проводиться ежегодно и раз в 5–10 лет. Ежегодно должны собираться данные на эталонных территориях и/или по индикаторным видам (индикаторные виды – это те виды, состояние популяций которых отражает состояние популяций большого количества видов). Один раз в 5–10 лет проводится полная съемка (Соколов и др., 1997).

3. Выбор модельных групп и параметров должен определяться их хорошей изученностью и возможностью слежения не только за видовым составом, но и на популяционном и внутривидовом уровнях. Из параметров, прежде всего, важна регистрация «присутствия-отсутствия» вида. Однако в большинстве случаев этого мало, поэтому для массовых видов обязательна оценка численности, размерно-возрастного состава и других популяционных параметров. При проведении массового мониторинга и на обширных территориях обычно число параметров ограничено, при стационарных исследованиях их число возрастает в зависимости от целей и задач мониторинга и от реальных возможностей исследователей.

4. Создание баз данных и оценка банка данных, совместимых для единого банка данных с сохранением авторских прав на информацию.

Для получения желаемого результата должны быть разработаны единые программы мониторинга, независимые от ведомственных интересов и пристрастий. Успехи в этом направлении могут быть достигнуты лишь при применении современных методов получения, хранения, анализа информации и обмена ею (Алимов и др., 1997).

Одним из важнейших направлений мониторинга биоразнообразия является мониторинг редких видов. Приказом Министерства природных ресурсов Российской Федерации № 323 от 06.04.2004 г. была утверждена Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов. В ней говорится, что мониторинг редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов – это комплексная система регулярных наблюдений за распространением, численностью, физическим состоянием этих объектов, а также состоянием природной среды их обитания (структурой, качеством и площадью) в целях своевременного выявления, анализа и прогнозирования возможных изменений на фоне естественных процессов и под влиянием антропогенных факторов, оценки этих изменений, своевременного предупреждения и устранения последствий негативных воздействий.

Изучение редких видов постепенно превращается в самостоятельную науку, со своими методами исследования. Основной из них – мониторинг, т.е. комплексное наблюдение за состоянием популяции. Он включает: изучение численности, ареала, местообитания, репродуктивного процесса, общей и генетической структуры популяций. Параметрами для очень редких видов является факт «присутствия-отсутствия»; для более массовых видов – оценка численности, размерно-возрастные и популяционные параметры.

Мониторинг редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов является частью государственного мониторинга объектов растительного и животного мира и входит в единую государственную систему экологического мониторинга России. Он может осуществляться на двух уровнях – федеральном и региональном.

На региональном уровне мониторинг может осуществляться на эталонных территориях (особо охраняемые природные территории), на фоновых участках или на территориях с антропогенным воздействием. Можно выделить содержание работы, которое необходимо для организации мониторинга:

1. Выявить места произрастания редких видов (инвентаризация) с подробной привязкой к карте.

2. Установить их принадлежность к определенным типам экосистем.

3. Провести анализ состояния ценопопуляций редких видов в различных экологических условиях, установить причины регрессивного или прогрессивного развития популяций, разработать рекомендации по их сохранению.

4. Разработать электронную базу данных с информацией об экологических и биологических особенностях видов, их встречаемости, распространении в регионе и природоохранном статусе. Сделать подборку иллюстративного и гербарного материала.

5. Провести тренинги, семинары по охране редких видов для сотрудников природоохранных федеральных и региональных организаций.

В Еврейской автономной области (ЕАО) первое издание Красной книги (сосудистые растения) вышло в 1997 г. В него вошло 178 видов растений. В 2006 г. Красная книга области переиздана. В неё кроме 140 видов сосудистых растений (10% от флоры области) включены мхи, лишайники и грибы. В 2004 г. в области был принят закон «О Красной книге Еврейской автономной области», а в 2005 г. – постановление правительства ЕАО «Об утверждении положения о порядке ведения Красной книги Еврейской автономной области». В главе 4 данного Положения говорится об организации мониторинга объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Еврейской автономной области:

– Мониторинг объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу области представляет собой систему регулярных наблюдений, оценки и прогноза за их состоянием в природе, в целях своевременного выявления негативных изменений и своевременного предупреждения и устранения этих изменений.

– Структура, содержание и порядок ведения мониторинга объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу области, устанавливается в соответствии с Единой государственной системой экологического мониторинга.

– Организацию мониторинга состояния объектов животного и растительного мира осуществляет управление природных ресурсов правительства области во взаимодействии с заинтересованными государственными органами, учреждениями и организациями.

В соответствии с общими требованиями организации мониторинга редких видов и реальными возможностями для наблюдений нами выбрано 20 видов сосудистых растений, включённых в Красную книгу ЕАО (2006). При составлении списка видов, рекомендуемых для мониторинга, исходили из нескольких принципов и критериев. В перечне видов выделяются следующие группы:

1. Узкоэндемичный вид – соссюрея блестящая *Saussurea splendida*.

2. Виды с дизъюнктивным ареалом, произрастающие в ЕАО на значительном расстоянии от основной части ареала – виноградовник японский *Ampelopsis japonica* и кирказон скрученный *Aristolochia contorta*.

3. Виды из Красной книги РФ, испытывающие антропогенное воздействие – лотос Комарова *Nelumbo komarovii*, венерин башмачок настоящий *Cypripedium calceolus*.

4. Виды, достоверно известные в ЕАО из одной точки – бразения Шребера *Brasenia schreberi*, воробейник краснокорневой *Lithospermum erythrorhizon*, кальдезия почколистная *Caldesia reniformis*.

5. Виды, уменьшающие в ЕАО площадь распространения и численность в результате прямого или косвенного антропогенного воздействия – пион молочноцветковый *Paeonia lactiflora*, рододендрон даурский *Rhododendron dauricum*.

6. Водные растения, сокращающие свое распространение – кубышка малая *Nuphar pumila*.

7. Виды, которые в некоторых местах области довольно широко распространены, но подвергаются интенсивному антропогенному воздействию – адонис амурский *Adonis amurensis*, диоскорея ниппонская *Dioscorea nipponica*, зорька сверкающая *Lychnis fulgens*, скрученник китайский *Spiranthes sinensis*, тромсдорфия реснитчатая *Trommsdorffia ciliata*, ширококолокольчик крупноцветковый *Platycodon grandiflorus*.

8. Виды недостаточно изученные – карагана маньчжурская *Caragana manshurica*, кокушник комарниковый *Gymnadenia conopsea*.

Виды, рекомендуемые для биологического мониторинга, относятся ко всем категориям редкости. Особенно много видов, относящихся ко второй категории – сокращающиеся в численности (8 видов). Для каждого рекомендуемого для мониторинга вида определены районы для наблюдений, как на охраняемых природных территориях, так и в местах с антропогенным воздействием. Кроме этого определены формы наблюдений (пробные площади, маршрутный учет и др.), периодичность наблюдений (один раз в год) и сроки, параметры наблюдений (количество цветущих и вегетативных особей, количество микроценопопуляций, количество цветков на одном растении, проективное покрытие площади суши или озера).

В проведении мониторинговых работ по специально разработанным программам будут участвовать научные сотрудники Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, государственного природного заповедника «Бастак», госинспектора Дирекции по особо охраняемым природным территориям ЕАО. Координация этой важной работы будет осуществляться управлением природных ресурсов правительства ЕАО.

Мониторинг редких видов сосудистых растений позволит оценить их состояние и выявить реальные тенденции численности. Результаты мониторинга будут использованы для подготовки списка видов, нуждающихся в охране, для нового издания Красной книги Еврейской автономной области и регионального плана действий по сохранению редких видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов ДВО РАН № 06-1-П11-035, № 06-III-А-06-180.

Литература

Алимов А.Ф., Ленченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 16–25.

Закон Еврейской автономной области от 16 июля 2004 г. №311-03 «О Красной книге Еврейской автономной области».

Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Правительство Еврейской автономной области. Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН / Отв. ред. Т.А. Рубцова. Новосибирск: Изд-во «АРТА», 2006. 248 с.

Красная книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды сосудистых растений / Г.А. Белая, В.Л. Морозов. Владивосток: Дальнаука, 1997. 388 с.

Первый национальный доклад «Сохранение биоразнообразия в России». М.: Госкомэкологии России, Проект ГЭФ «Сохранение биоразнообразия», 1997. 170 с.

Постановление правительства Еврейской автономной области от 20.05.2005 г. № 126-пп «Об утверждении положения о Порядке ведения Красной книги Еврейской автономной области».

Приложение к приказу МПР России № 323 от 06.04.2004 г. «Об утверждении Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов».

Саксонов С.В. Концепция, задачи и основные подходы регионального флористического мониторинга в целях охраны биологического разнообразия Приволжской возвышенности: Автореф. дис. … д-ра биологических наук. Тольятти, 2001. 39 с.

Соколов В.Е., Решетников Ю.С. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 8–15.

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ВО ВРЕМЕНИ И ПРОБЛЕМЫ ЕГО СОХРАНЕНИЯ

Савельева Л.И.

с. Успенское, Московская область, Институт лесоведения РАН

Основным свойством лесных сообществ является их постоянные изменения, происходящие с различной скоростью в разных сообществах. Лесной покров изменяется постоянно, меняется его морфологический облик, структура и функциональная организация, а значит, на определенном этапе и типологическая

принадлежность. Характеризуя лесотипологическое разнообразие современного периода, можно предполагать и прогнозировать его изменение на ближайшее время.

Для охраняемых природных территорий динамика сообществ связана с вопросами: поддерживать ли хозяйственными мерами существующее разнообразие (например, формирование сложных сосняков с липой и дубом), быть готовыми принимать естественное изменение его структуры во времени, каковы основные особенности этих изменений.

Эти вопросы можно рассмотреть на примере лесных сообществ Подмосковья, описанными многими исследователями. Лесотипологическое разнообразие Подмосковья можно характеризовать как уникальное явление. Здесь присутствуют различные типы леса зональных формаций – ельники с липой, дубом, ясенем; сосняки с елью, липой и дубом; сосняки с липой и дубом. Широко представлены южнотаежные типы ельников, ельников с сосной и сосняков, а также типы широколиственных формаций и субформаций – дубняки, липняки, дубняки с липой и ясенем. Большие площади занимают и производные простые березняки и осинники и смешанные с дубом и липой; встречаются сообщества ольхи серой и черной и др. (Рысин, Савельева, 1985; Савельева, 2000).

Разнонаправленность смен в смешанных сообществах определяет высокое разнообразие лесного покрова и постоянно изменяющийся его качественный состав. Скорость изменения типологического спектра связана со скоростями изменения сообществ при разных формах динамики – онтогенетической, сукцессионной, зоогенной и др.

Проблемы в отношении сохранения биоразнообразия существуют для любого типа леса. Наиболее остро они стоят в полидоминантных сообществах при наличии сильного эдификатора: дубняках с липой и ясенем и липо-дубняках. По наблюдаемым тенденциям на уровне древостоев они постепенно превращаются в липняки с дубом и ясенем, такие же полидоминантные сообщества, но со сменой основного доминанта. Пока ярус подлеска и травяно-кустарничкового покрова практически не реагирует на эти изменения. Медленно увеличивается роль липы в сосняках с липой, с заметно большей скоростью – в березняках с липой и др. Наблюдается значительное уменьшение роли дуба в сосняках с дубом.

Такая перестройка может быть значима для особо охраняемых территорий, т.к. происходит изменение оценки и мотивации охраны определенных сообществ. Особенно это касается типов, где происходят быстрые смены. Сообщества, которые представляли собой зональные или региональные эталоны переходят в разряд резервных сообществ: они остаются в тех же условиях местообитания (рельеф, почвы, гидрологический режим и др.), которые позволяют формироваться определенным типам. Резервные сообщества на особо охраняемых природных территориях должны иметь свой статус и находиться под постоянным наблюдением, что защитит их при очередных ревизиях охраняемых территорий от исключения из площади.

Особо охраняемые природные территории должны иметь определенное зонирование (карты) с учетом динамических процессов: площади эталонных сообществ (например, зональные ельники и сосняки), территории сукцессионных стадий (березняки и осинники с восстанавливающимися ельниками, или кленовниками, или липняками, или смешанными широколиственными породами), этапы переходов типов леса, площади зоогенных нарушений и др. Оценка любого возрастного состояния сообществ должна иметь научное обоснование, в основе которого – сохранение биоразнообразия лесных сообществ, в конечном итоге – разнообразия функций.

Значительное число сообществ различных типов леса представлено в заповеднике, заказниках, лесных резерватах, памятниках природы Московской области. В современных условиях сложно сохранить эту систему. Еще сложнее расширить ее с целью отражения в ней всего существующего разнообразия лесной растительности в регионе – и фоновой, и редкой, основываясь на лесотипологических кадастрах (Савельева, 2006). Сохранение условий местообитания – один из подходов при выборе объектов на современном этапе: необходимость выбирать территории с производными или нарушенными сообществами (вне рекреационных зон) для возможности в дальнейшем восстановления типов леса, не включенных пока в охраняемые территории.

Литература

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Лесные заповедные участки. М.: Агропромиздат, 1985. 168 с.
Савельева Л.И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М.: Наука, 2000. С. 33–66.
Савельева Л.И. Сохранение биоразнообразия и лесотипологические кадастры // Лесоведение. 2006. С. 12–19.

AEGOPODIUM LATIFOLIUM TURCZ. – ЭНДЕМ, РЕЛИКТ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Саутин Е.А.

Елабуга, Елабужский государственный педагогический университет

Aegopodium latifolium Turcz. – сныть широколистная (сем. *Apiaceae* Lindl. – сельдерейные, зонтичные) – многолетнее невысокое поликарпическое растение 40–70 см высотой, с длинным тонким горизонтальным

восходящим корневищем и придаточными корнями. Стебли 40–70 см выс. ветвистые в верхней части, полые, тонкобороздчатые, голые. Черешки прикорневых листьев полые, с выемкой с адаксиальной стороны, с периферическими проводящими пучками. Пластинки листьев в очертании треугольные или сердцевидные, тройчатые или дважды тройчатые, голые, 8–10 см дл., 7–9 см шир., их первичные доли с черешочками. Доли листьев зубчатые, конечные округлые, яйцевидные или обратнояйцевидные, 20–40 мм дл., 20–35 мм шир., тупые или с остроконечием. Стеблевые листья обычно тройчатые, черешковые, с невздутыми голыми влагалищами. Зонтики по нескольку на цветоносном побеге, щитковидные, 4–12 см диам., без оберток, с 11–22 шероховатыми лучами, довольно крупные, белые. Зубцы чашечки не выражены. Лепестки белые, голые, на верхушке выемчатые, с долей, отогнутой внутрь. Подстолбия плоскоконические или конические. Стилодии отогнуты на спинную сторону мерикарпиев. Плоды 3–3,5 мм дл., 2–2,5 мм шир. Карпофор двураздельный. Мерикарпии несжатые, овальные, округло-овальные или яйцевидные, голые. Ребра мерикарпиев равные, нитевидные. Циклические секреторные канальцы мелкие, при созревании почти полностью разрушающиеся, ложбиночных и реберных в зрелых плодах нет. Экзокарп из мелких клеток. Комиссура узкая. Эндосперм с брюшной стороны плоский. Семядоли длиной 9–11, шириной 1,5–2 мм, продолговато-линейные, на длинных черешках. Листья всходов очередные, тройчатые, длиной 7–9, шириной 5–7 мм, на черешках, голые. Эпикотиль не развит. Гипокотиль бледно-зеленоватый. Всходы имеют незначительный запах. Масса 1000 семянок 1,5–2,0. Максимальная плодовитость одного растения до 3000 семянок, которые не всегда образуют всходы в почве с глубины не более 3–6 см, часто подавлено. Под пологом леса семенное размножение наблюдается редко или практически отсутствует. Оно происходит на вырубках либо в крупных окнах перестойных насаждений. Главную роль в лесах играет вегетативное размножение (Шишкин, 1949; Флора..., 1979; Редкие и исчезающие..., 1980; Черепанов, 1995).

Цветет в июне-июле. Плодоносит – в августе. Число хромосом: в Прибайкалье (ст. Утулик) 2n = 88.

Произрастает в тенистых пойменных лесах и на их опушках, ущельях, на террасах Байкала и в нижнем течении впадающих в него рек, по песчаным и галечниковым берегам рек, предпочитает увлажненные почвы (Флора…, 1996; Красная книга…, 2001, 2002).

Встречается на очень ограниченных участках: Иркутская обл. – Ангаро-Саянский флористический район (ст. Слюдянка, Безымянная, Утулик (по Попову, 1957), р. Бабха), Республика Бурятия – Южно-Бурятский флористический район (по р. Хара-Мурин (по Турчанинову, 1842–1856), ст. Выдрино – класс. мест., – и др., по р. Снежная). (Попов, Бусик, 1966; Флора..., 1979; Редкие и исчезающие..., 1980). Вид отмечен на ООПТ ЦЭЗ (Степанцова, 2003). Нами вид описан по р.р. Слюдянке; Бабха, Харлахта, Солзон у г. Байкальска и по р. Снежная у ст. Выдрино.

Впервые нами была определена численность и возрастной состав пяти ценопопуляций *Aegopodium latifolium* в августе 2007 г. на 1 м^2 вдоль рек Слюдянки; Солзан, Харлахта, Бабха у г. Байкальска и по р. Снежная у ст. Выдрино (граница Иркутской обл. и Бурятии). Наиболее многочисленной оказалась популяция по р. Солзан до 29 особей, р. Харлахте до 25, наблюдалась встреча богатых генеративных особей с выполненными семенами 0,53±0,09; наименее малочисленная вдоль рр. Слюдянки и Снежной до 17 особей и вдоль р. Бабхи, где насчитывалось до 18 особей (табл.).

Численность и возрастной состав *Aegopodium latifolium*, 1 м^2 (август, 2007 г.)

Местообитание	Приз-нак	Lim	M	S^2	S	V	S_x	$S_{x\%}$	n
р. Слюдянка	Вег.	0÷1	0,04	0,04	0,19	482,42	0,02	48,24	100
	Ген.	0÷17	2,27	16,1	4,01	176,60	0,40	17,66	100
	Общ.	0÷17	2,31	16,7	4,08	176,74	0,41	17,67	100
р. Солзан	Вег.	0÷2	0,07	0,04	0,21	298,57	0,02	29,86	100
	Ген.	0÷29	6,58	43,4	6,59	100,00	0,66	10,01	100
	Общ.	0÷29	6,63	44,5	6,67	100,00	0,67	10,07	100
р. Харлахта	Вег.	0÷4	0,53	0,80	0,89	168,51	0,09	16,85	100
	Ген.	0÷23	6,39	35,3	5,94	92,97	0,59	9,30	100
	Общ.	0÷25	6,92	39,3	6,27	90,56	0,63	9,06	100
р. Бабха	Вег.	0÷2	0,06	0,07	0,27	452,52	0,03	45,25	100
	Ген.	0÷18	5,23	14,1	3,76	71,82	0,37	7,18	100
	Общ.	0÷18	5,29	14,3	3,78	71,43	0,38	7,14	100
р. Снежная	Вег.	0÷1	0,03	0,03	0,17	562,85	0,02	56,29	100
	Ген.	0÷17	1,49	11,2	3,35	224,60	0,33	22,46	100
	Общ.	0÷17	1,51	11,4	3,38	223,91	0,34	22,39	100

Эндем южного побережья Байкала, замечательный реликт третичных широколиственных лесов. Родственная сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) распространена в Европе и Западной Сибири, доходит на восток до р. Енисей. *Aegopodium latifolium* – более молодой палеоэндем, реликт плиоценовой широколиственно-лесной флоры. В плиоценовую эпоху климат на побережье оз. Байкал продолжает меняться в сто-

рону похолодания. Растительность на берегах Байкальской котловины постепенно приобретает горный облик с чёткой высотной дифференциацией. Роль широколиственных пород неуклонно снижается, широкое распространение получают хвойные: сосна, ель, пихта, тсуга, можжевельник. (Малышев, Пешкова, 1979, 1984).

Интродукция. Вегетация оканчивается в VIII и возобновляется в IX. Цветет в июне-июле. Семена в VIII. Плодоношение слабое или отсутствует. Высотой до 80 см. при подзимнем посеве зацветает на 3–4 год. Размножение семенное и вегетативное. Растения высажены на участках вновь создаваемого ботанического сада г. Байкальска и г. Елабуги, произведен подзимний посев, определяется лабораторная всхожесть семян 2007 г. сбора.

Вид нуждается в сохранении мест обитания в Иркутской области и Бурятии – 2 (V) – редка, для местной охраны (Малышев, Пешкова, 1979). *Aegopodium latifolium* Turcz. № 23, категория 3 (V) – Приказ МПР РФ от 25.10.2005 № 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу РФ и исключенных из Красной книги РФ (по состоянию на 01.06.2005)». Продолжить поиски новых мест нахождения вида, контролировать состояние популяций. В местах скопления популяций вида организовать заказники.

Исследования по *Aegopodium latifolium* продолжаются в Байкальском Государственном биосферном заповеднике, Прибайкальском национальном парке, ботанических садах ИГУ, ЦСБС СО РАН, вновь создаваемых ботанических садах г. Байкальска и ЕГПУ и др., кафедрах ботаники и генетики ИГУ, ИГПУ, ЕГПУ, Научно-методическом экологическом центре г. Байкальска, отделе Гербарий высших растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

Литература

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения / Под ред. А.М. Зарубина. Иркутск: Облмашининформ, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Малышев Л.М., Пешкова Г.А. Нуждаются в охране – редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 172 с.

Малышев Л.М., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири. (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.

Моложников В.Н., Моложникова В.В. Очерк растительности окрестностей г. Байкальска // Растительность хребта Хамар-Дабан. Новосибирск: Наука, 1988. С. 5–31.

Пименов М.Г. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 10. С. 151–152.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.-Л, 1957. Т. 1. 911 с.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.-Л, 1959. Т. 2. 910 с.

Попов М.Г., Бусик В.В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.-Л.: Наука, 1966. С. 123.

Редкие и исчезающие животные и растения Бурятии. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1982. 140 с.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.

Соболевская К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск: Наука, 1984. 220 с.

Степанцова Н.В. Количественная характеристика, репрезентативность и охрана флористического богатства участка Всемирного наследия озера Байкал // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО. Т. 3. Барнаул: АзБука, 2003. С. 359–360.

Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала / Плешанов А.С., Бардунов Л.В., Макрый Т.В. и др. Новосибирск: Наука, 1990. С. 63.

Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1, 2. С. 1046.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шишкин Б.К. Род *Aegopodium* // Флора СССР. М.-Л., 1949. Т. 16. С. 451–458.

Turczaninow N. Flora baicalensi-dahurica seu description plantarum in regionibus cis- et transbaicalensibus atque in Dahuria sponte nascentium. 1842–1856. T. I, II, fasc. 1,2, Mosc. (Оттиски из: Bull. Soc. Nat. Mosc., t. XV – XXIX).

РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ ФЛОРЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Тарасова Е.М.

Киров, Государственный природный заповедник «Нургуш»

Охрана флоры Кировской области осуществляется через систему особо охраняемых природных территорий (ООПТ), в первую очередь Государственного природного заповедника «Нургуш» и Государственного природного заказника «Былина». В отличие от других ООПТ области, эти территории имеют штат охраны, следовательно, природные экосистемы достаточно надежно защищены.

Площадь Кировской области 120800 км². Область относится к полосе таежных лесов, располагается в пределах средней и южной тайги и в подтаежной полосе хвойно-широколиственных лесов (Геоботаническое…, 1989). Современная флора области представлена 1470 видами из 124 семейств. Государственный природный заповедник «Нургуш» организован в 1994 г. Площадь заповедника 5,6 км². Располагается в центральной части Кировской области, в правобережье среднего течения р. Вятки и имеет типично пойменный ландшафт. В нем сохранились старовозрастные широколиственные и хвойно-широколиственные леса. Флора представлена 484 видами из 90 семейств. Государственный природный заказник «Былина» организован в 1995 г. Площадь заказника 47,6 км². Расположен на севере Кировской области у южной границы средней тайги. Заказник создан для охраны старовозрастных таежных лесов и верховых болот. Флора представлена 565 видами из 88 семейств.

Природные комплексы заповедника и заказника во многом дополняют друг друга. На их территории произрастает 666 видов сосудистых растений, что составляет 45,3% флоры области. Ведущие семейства типичны для бореальных флор (табл. 1). В число первых десяти семейств входит 57,1% флоры области.

Таблица 1

Ведущие семейства во флоре Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина»

Семейства	Кировская область		ГПЗ «Нургуш		ГПЗ «Былина»	
	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %
ASTERACEAE	169	11,5	50	10,3	48	8,5
POACEAE	134	9,1	40	8,3	47	8,3
CYPERACEAE	77	5,2	30	6,2	46	8,1
RANUNCULACEAE	63	4,3	23	4,8	29	5,1
CARYOPHYLLACEAE	57	3,9	18	3,7	26	4,6
SCROPHULARIACEAE	53	3,6	15	3,1	26	4,6
FABACEAE	63	4,3	13	2,7	25	4,4
ROSACEAE	108	7,4	29	6,0	24	4,3
BRASSICACEAE	66	4,5	12	2,5	18	3,2
LAMIACEAE	49	3,3	12	2.5	12	2,1
Итого	839	57,1	484	68,4	565	53,2

Аборигенная фракция флоры области представлена 1068 видами (72,7%), при этом 33 вида, произрастающие в составе естественных сообществ в южной части области, в центральных и северных районах встречаются в качестве заносных (*Anemone sylvestris* L., *Silene nutans* L., *Eryngium planum* L., *Lupinaster pentaphyllus* Moench и др.). Соотношение местных и адвентивных видов во флорах представлено в табл. 2.

Таблица 2

Соотношение местных и адвентивных видов во флоре Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина»

Виды	Кировская область		ГПЗ «Нургуш»		ГПЗ «Былина»		ГПЗ «Нургуш» ГПЗ «Былина»	
	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %
Местные (аборигенные)	1068	72,7	473	97,7	548	97,0	640	95,9
Заносные (адвентивные)	402	27,3	11	2,3	17	3,0	26	4,1
Всего	1470	100	484	100	565	100	666	100

Во флоре заповедника 473 аборигенных вида (97,7%), что свидетельствует о хорошей сохранности природных комплексов. Адвентивные виды (*Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Conyza canadensis* (L.) Cronq.) являются временными элементами флоры заповедники, проникают при строительстве дорог, ремонтных работах на кордоне и пр. и быстро исчезают под давлением аборигенной флоры. Аборигенная часть флоры заказника представлена 548 видами (97,0%). Большая часть заносных видов в заказнике встречается на обочинах бетонной дороги, пересекающей его северо-западную часть (*Silene noctiflora* L., *Aquilegia vulgaris* L.), на вырубках и полянах (*Epilobium ciliatum* Rafin., *Galega orientalis* Lam.). В целом, на территории заповедника и заказника, составляющих 0,04% территории области, произрастает 640 местных видов, или 60,0% их числа во флоре области (1068 видов).

Флора области носит умеренно-бореальный характер, в ней преобладают бореальные виды (521 вид – 48,8%). В большом количестве произрастают неморальные и бореально-неморальные (185 видов – 17,3%), поскольку территория области располагается у южной границы тайги. Довольно много лесостепных элементов (150 видов – 14,1%), преимущественно в южных районах области. Распределение видов флоры Кировской области по зонам распространения представлено в табл. 3.

Таблица 3

Распределение аборигенных видов флоры Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина» по зонам распространения

Зоны распространения видов	Кировская область		ГПЗ «Нургуш», ГПЗ «Былина»		Доля видов (%) ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина» от флоры области
	Количество видов	Доля,%	Количество видов	Доля,%	
Арктические, арктобореальные и гипоарктические	45	4,2	25	3,9	55,6
Бореальные	521	48,8	363	56,7	69,7
Неморальные и бореально-неморальные	185	17,3	95	14,8	51,6
Лесостепные	150	14,1	42	6,6	28,0
Плюризональные	167	15,6	115	18,0	68,9
Всего	1068	100	640	100	

Несмотря на ничтожно малую территорию, флоры заповедника и заказника достаточно репрезентативно представляют флору области. На территории этих ООПТ произрастает более половины арктических, бореальных, неморальных и плюризональных видов областной флоры (см. табл. 3). Участие видов разных зон распространения во флорах ООПТ и области весьма сходно, за исключением бореальных элементов, значительно более многочисленных во флорах ООПТ, чем области в целом. Слабо представлены на ООПТ и лесостепные элементы (28%).

Географическое распространение видов флоры области указано в табл. 4. Преобладают европейские виды (386 видов – 36,1%). Большое участие во флоре принимают евразиатские и евросибирские элементы (362 вида – 33,9%). Много циркумбореальных видов (274 вида – 25,7%). Плюрирегиональные элементы флоры немногочисленны (18 вида – 1,7%). Это *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и др.

Распространение географических элементов во флорах ООПТ и области сходно (табл. 4). Хорошо представлены европейские, евразиатские, евросибирские виды. Много циркумбореальных и плюрирегиональных (от 74,3 до 88,9%). Слабо представлены эндемики (10%), в то время как в Кировской области, расположенной вблизи Уральских гор, количество достаточно велико – 20 видов (1,9% флоры области). Это преимущественно растения из родов *Ranunculus* и *Alchemilla: Ranunculus angustior* (Markl.) Ericss., *R. archangeliensis* (Fagerstr.) Ericss., *R. ovesnovii* Tzvel., *R. vjatkensis* Tzvel., *R. vytegrensis* (Fagerstr.) Ericss., *Alchemilla breviloba* Lindb. Fil, *A. dasycrator* Juz., *A. diversipes* Juz., *A. fokinii* Juz., *A. lindbergiana* Jus., *A. stellaris* Juz., *A. trichocrater* Juz. А также *Euphorbia borodinii* Sambuk и *E. korshinskyi* Geltm., *Geranium uralense* Kuvajev, *Centaurea integrifolia* Tausch и *C. sumensis* Kalen., *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauverd, *Ligularia lydiae* Minder., *Agrostis korczaginii* Senjan.-Korcz.

Таблица 4

Географическое распространение аборигенных видов флоры Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина»

Географические элементы флоры	Кировская область		ГПЗ «Нургуш», ГПЗ «Былина»		Доля видов (%) ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина» от флоры области
	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	
Европейские	386	36.1	197	30,8	51,0
Азиатские и сибирские	8	0,7	2	0,3	25,0
Евразиатские и Евросибирские	362	33,9	222	34,7	61,3
Циркумбореальные	274	25,7	201	31,4	73,4
Плюрирегиональные	18	1,7	16	2,5	88,9
Эндемики	20	1,9	2	0,3	10,0
Всего	1068	100	640	100	

Отношение растений к водному режиму определяется степенью влажности местообитаний. Большая часть видов флоры области (табл. 5) являются мезофилами (647 видов – 60,6%), поскольку лесные территории характеризуются умеренным режимом увлажнения. Достаточно много гигрофилов (249 видов – 23,3%), что связано с большим количеством экотопов с повышенной влажностью (болота, берега рек). Гидрофилов мало (70 видов – 6,6%). Настоящих ксерофилов (вместе с мезоксерофилами) совсем немного (102 вида – 9,5%). Они преобладают в южных районах области, на сухих склонах и в сосновых лесах на глубоких песках.

Относительное количество видов различных экологических групп очень близко во флоре ООПТ и области, за исключением ксерофилов. Во флоре ООПТ все экологические элементы влажных местообитаний представлены очень полно, от 61,4 до 71,4% (табл. 5), а ксерофилы – весьма незначительно (3,4%).

Таблица 5

Экологические группы аборигенных видов по отношению к влажности во флоре Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина»

Экологическая группа по отношению к влажности субстрата	Кировская область		ГПЗ «Нургуш», ГПЗ «Былина»		Доля видов (%) ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина» от флоры области
	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	
Гигрофилы	249	23,3	171	26,7	68,7
Гидрофилы	70	6,6	50	7,8	71,4
Ксерофилы	102	9,5	22	3,4	21,6
Мезофилы	647	60,6	397	62,1	61,4
Всего	1068	100	640	100	

В спектре жизненных форм флоры области по биологическим типам Раункиера преобладают гемикриптофиты (519 видов – 48,6%), что характерно для флор умеренно-холодного климата. Довольно многочисленны группы терофитов и геофитов (16,2 и 13,5%). Участие других биологических типов невелико. Все биологические типы репрезентативно представлены во флоре ООПТ (табл. 6).

Таблица 6

Биологические типы Раункиера в аборигеной флоре Кировской области, ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина»

Биологические типы	Кировская область		ГПЗ «Нургуш», ГПЗ «Былина»		Доля видов (%) ГПЗ «Нургуш» и ГПЗ «Былина» от флоры области
	Кол. видов	Доля, %	Кол. видов	Доля, %	
Гидрофиты	62	5.8	43	6,7	69,4
Гемикриптофиты	519	48,6	290	45,3	55,9
Гелофиты	33	3,1	26	4,1	78,8
Геофиты	144	13,5	88	13,8	61,1
Терофиты	173	16,2	92	14,4	53,2
Фанерофиты	78	7,3	61	9,5	78,2
Хамефиты	59	5,5	40	6,2	67,8
Всего	1068	100	640	100	

Таким образом, флора двух небольших ООПТ, занимающих всего 0,04% территории области, вполне репрезентативна по отношению к флоре всей Кировской области. В заповеднике и заказнике произрастает 640 местных видов, или 60,0% их числа во флоре области (1068 видов). Особенно полно представлено на ООПТ семейство *Orchidaceae*, в составе которого 7 видов из Красной книги Кировской области (2001). Недостаточно полно представлены на охраняемых ООПТ ксерофилы и лесостепные элементы, характерные для юга области. Охраняемые ООПТ почти не обеспечивают охраны эндемиков, рассеянных по специфическим местообитаниям.

Литература

Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы / Отв. ред. Л.Н. Добринский, Н.С. Корытин. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 288 с.

ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА И СТРАТЕГИЯ СОХРАНЕНИЯ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ

Туганаев В.В.[1], Бухарина И.Л.[2]

[1]*Ижевск, Удмуртский государственный университет*
[2]*Ижевская государственная сельскохозяйственная академия*

В настоящее время едва ли не главной экологической проблемой является глобальное потепление климата. Модели аналитического прогнозирования (Коломыц, 2006) показывают, что в ближайшем будущем в средней полосе Русской равнины следует ожидать рост температуры и, прежде всего, в теплый период года. Одновременно произойдет увеличение количества осадков (на 70–80% за счет приращения в теплый период года). Активная динамика растительного покрова наблюдается уже давно, началась она лет 40–50 назад, когда стала особенно интенсивной миграция южных видов на территорию широколиственно-хвойной и южно-таежной подзон хвойно-лесной зоны. За это время флора Удмуртии, например, обогатилась более чем 1000 видов растительных иммигрантов, из которых около 100 видов успешно прошли акклиматизацию и обрели статус обычных компонентов природных сообществ (Пузырев, 2002). Бурное расселение кавказского вида борщевика Сосновского, американского однолетне-

го рудерала колломии линейной, распространение многих степных видов растений, часть из которых почему-то оказалась включенной в региональную красную книгу, несвойственное в прошлом среди населения масштабное развитие садоводства и огородничества – вот далеко не полный перечень примеров, подтверждающих закономерность, которую можно объяснить потеплением климата.

Изменение климата особенно остро ощущается в городах, где стрессовая экологическая обстановка вблизи промышленных предприятий и вдоль транспортных магистралей может считаться обычным явлением. Следует отметить, что урбаносреда по сравнению с прилегающей к ней территорией при отсутствии глобального потепления климата характеризуется более высокими температурами. Так, в Ижевске среднегодовая температура воздуха всегда выше (на 0,5°С и более) нормы, а в летние месяцы эта разница может возрастать до 3–5°С. Что касается осадков, то в центре города их выпадает на 10–17% больше, чем в пригородной и прилегающей к нему сельской территории. Изменение физико-географической обстановки в направлении, соответствующем экологии растений и животных более южного происхождения, на фоне усиливающегося антропогенного воздействия способствует превращению городов в своеобразный плацдарм биоиммигрантов и их сообществ. Потеплением климата объясняется и изменение жизненного цикла некоторых насекомых. Например, минер липовая моль – пестрянка, впервые появившийся на территории Удмуртии в 1999 г., ныне в условиях Ижевска уже имеет эруптивную плотность (более 1 мины на лист) заселения дерева-хозяина, производит два поколения в год, так как повышенные температуры в городе способствуют росту доли насекомых благополучно переживающих условия зимнего периода, в связи с чем отмечается вспышка численности этого вредителя (Ермолаев, Мотошкова, 2005). Проведенные нами исследования показали, что в условиях города сокращается период покоя и удлиняются (на 18 дней) сроки активной вегетации у большинства видов древесных растений (Бухарина, Ведерников, Поварницина, 2007).

Таким образом, начало и особенности динамики влияния планетарного парникового эффекта будут далеко неодинаковыми в разных экосистемах. При прогнозе глобальных изменений климата, на представляется, следует иметь в виду два, пока что в литературе практически не рассматриваемые, явления. Первое – это способность природных систем к ослаблению отрицательного воздействия внешнего фактора путем повышения функциональной активности организмов, что особенно четко проявляется в глобальном масштабе (Lovelock 1979, 1991, 1999). Второе – необходимость и принятие системного подхода в природоохранной стратегии. Так, нам представляется, при реализации Закона РФ «Об особо охраняемых природных территориях» следует руководствоваться идеей о единстве всего территориального комплекса, а сведение природоохранной работы исключительно к выявлению и совершенствованию сети ООПТ не в полной мере отвечает фундаментальной стратегии охраны природы. ООПТ, как правило, находятся среди антропогенно преобразованного ландшафта и являются всего лишь одним из элементов территориального единства. Главная же цель природоохранной деятельности должна сводиться не к сохранению отдельных частей, а всего территориального комплекса. В противном случае земли, не значащиеся в системе ООПТ, оказываются вне поля зрения, и о них складывается представление как об участках, не представляющих экологической ценности. Такая точка зрения и соответствующие действия противоречат фундаментальным экологическим представлениям. Режим охраны природы должен распространяться на всю территорию, и все естественно или антропогенно обособленные её части, как и ООПТ, должны иметь природоохранное сопровождение в форме экологического паспорта. Такой, с одной стороны, общий (охват всей территории), с другой, дифференцированный подходы (учёт каждой территориальной отдельности), имеют в настоящее время наибольшую перспективу, поскольку способствуют наилучшему сохранению природной целостности, соответствуют историческому генезису территории и в них в более полной мере реализуется принцип системности.

В связи с изменением отношений к земле и природным ресурсам в целом считаем целесообразным тот подход, который учитывает представление о том, что каждый участок, даже эродированный или используемый под свалку, представляет ценность. Рано или поздно усиливающие свою роль рыночные отношения вынудят определить его действительную экономическую ценность. А для этого надо иметь материалы по оценке всех земель, том числе имеющих отношение к ООПТ. Поэтому на данном этапе природоохранной деятельности важнее всего проведение экологического зонирования территорий. Сохранение целостности природных территориальных комплексов и экосистем есть гарантия сохранения как биоразнообразия в целом, так и редких и исчезающих видов растений.

Литература

Бухарина И.Л., Поварницина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде: монография. Ижевск, 2007. 216 с.

Ермолаев И.В., Мотошкова Н.В. О полиморфизме особей в популяциях липовой моли-пестрянки // Современные проблемы аграрной науки и пути их решения: матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ижевск, 2005. Т. 2. С. 339–344.

Коломыц Э.Г. Прогноз влияния глобальных изменений климата на зональные экосистемы Волжского бассейна // Экология. 2006. № 6. С. 429–439.

Пузырёв А.Н. Изучение адвентивной флоры в Удмуртской Республике // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы. Ижевск, 2006. С. 83–84.

Lovelock J.E. Gaia: A new look at lafe on Earth. Oxford University Press, 1979. 252 p.

Lovelock J.E. Gaia: The practical science of planetary medicine. Gaia book limited, 1991. 192 p.

Lovelock J.E. A way of life for agnostics. Gaia Circular, 1999. Vol. 2. issue 2. P. 6–7.

МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ, СОСТОЯНИЕ И ОХРАНА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ, НАХОДЯЩИХСЯ НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА, ЛИБО ЗА ЕЁ ПРЕДЕЛАМИ

Фадеева И.А.

Смоленск, Смоленский государственный университет

Во флоре Смоленской области можно выделить группу европейских видов, произрастающих здесь на восточной границе своего ареала, либо за её пределами. Их проникновение в Смоленскую область происходило в послеледниковое, а также в межледниковое время. К ним относятся *Corynephorus canescens* (L.) Beauv., *Carex brizoides* L., *C. paniculata* L., *C. umbrosa* Host, *Runnunculus lanuginosus* L., *Cardamine flexuosa* With. *Armeria vulgaris* Willd., *Swertia perrenis* L. Несколько видов находятся в области на границе своего сплошного распространения: *Holcus mollis* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. Также для Смоленской области можно выделить группу видов, встречающихся здесь в отдельных локалитетах за восточной границей своего ареала. Это такие западноевропейские виды как *Viscum album* L., *Geranium phaeum* L., *Heracleum sphondylium* L., *Primula elatior* (L.) Hill, *P. vulgaris* Huds. Fl. Angl, *Phyteuma nigrum* F. W. Schmidt. Некоторые из этих видов, такие как борщевик обыкновенный, герань красно-бурая, кольник чёрный и др. считают заносными. Автор попытается показать, что эти виды успешно расселяются по территории Смоленской области и постепенно становятся компонентами её природной флоры.

В данной статье для части приведённых выше видов рассматриваются их места произрастания в Смоленской области. Также указывается распространение видов на территориях Украины, Белоруссии, так как миграция среднеевропейских видов на Смоленщину протекает по территориям этих республик. Затрагивается вопрос о состоянии ценопопуляций некоторых видов и о необходимости их охраны.

На территории Украины редким и охраняемым растением является *Primula vulgaris* (Определитель высших растений Украины, 1987). В Белоруссии к таким же видам относятся *Carex paniculata*, *Primula elatior*, *Viscum album*, *Heracleum sphondylium, Geranium phaeum*, *Phyteuma nigrum* (Определитель высших растений Беларуси, 1999). На Украине встречаются изредка, спорадически *Carex paniculata*, *Armeria vulgaris*, *Digitalis grandiflora*, *Primula elatior*, *Geranium phaeum*, *Phyteuma nigrum* (Определитель высших растений Украины, 1987). На территории Белоруссии такими же видами являются *Ranunculus lanuginosus*, *Digitalis grandiflora*, *Armeria vulgaris*, *Holcus mollis* (Определитель высших растений Беларуси, 1999). На Украине встречаются часто *Ranunculus lanuginosus*, *Holcus mollis*, *Viscum album, Heracleum sphondylium* (Определитель высших растений Украины, 1987).

Carex paniculata произрастает в Демидовском (Решетникова, 2002), Духовщинском (Решетникова, 2002, [Решетникова, Фадеева, 2007. гербарий СмолГУ], Смоленском (Скворцов, 1998; Решетникова, Фадеева, 2006), Кардымовском [Фадеева, 2007, гербарий СмолГУ] районах.

Ranunculus lanuginosus известен с территорий Демидовского (Скворцов, 1989; [Фадеева, 2001, гербарий СмолГУ]; Решетникова, 2002), Смоленского (Скворцов, 1989; [Фадеева, Богомолова, 2000], Кардымовского (Скворцов, 1989; [Фадеева, Богомолова, Кузенкова, 2005]; [Фадеева, 2007, гербарий СмолГУ], Починковского [Фадеева, Иванова, 2006, гербарий СмолГУ] районов.

На территории области вид обитает в характерных для него местообитаниях – широколиственных и елово-широколиственных лесах, на их опушках. Отдельные ценопопуляции вида занимают в Смоленском и Кардымовском районах значительные площади (до 20×20 м^2). Это, а также указание вида для Смоленской губернии в сводке В.Я. Цингера (1885) свидетельствует о том, что вид на территорию области проник уже давно и его успешное расселение связано с участками широколиственных и елово-широколиственных лесов в бассейнах рек Западня Двина и Днепр западных, северо-западных и центральных районов области.

Armeria vulgaris произрастает в Рославльском (Решетникова, Фадеева, 2006), Угранском [Скворцов, 2005, MNA], Смоленском [Богомолова, 2007, гербарий СмолГУ] районах области. В Средней России вид известен только в западных областях: Брянской, Калужской, Курской, Тверской (Маевский, 2006).

На Смоленщине *Holcus mollis* произрастает в Велижском (Конечная, 2002), Гагаринском [Решетникова, Фадеева, 2007, гербарий СмолГУ, MHA] районах. На территории Средней России обнаружен в Брянской, Мордовской, Московской (Можайский и северные р-ны), Нижегородской, Тамбовской, Тверской областях (Маев-

ский, 2006). Таким образом, по территориям Брянской, Смоленской, Московской, Тверской областей проходит восточная граница сплошного распространения этого западного вида. Далее ареал прерывается, и следующие места произрастания вида находятся на территориях Тамбовской, Мордовской и Нижегородской областей.

Digitalis grandiflora отмечена в Велижском (Бузунова, Конечная, Цвелёв, 2004; [Фадеева, 2006, гербарий СмолГУ]), Смоленском (Фадеева, Богомолова, 2007; Скворцов, 1998), Рославльском [Фадеева, гербарий СмолГУ], Угранском (Скворцов, 1998) районах. На востоке сплошной ареал вида прерывается на территории области – на территориях Калужской и Московской областей не обнаружено природных популяций наперстянки крупноцветковой (Маевский, 2006).

Viscum album обнаружена на юго-западной окраине д. Петраково Ершичского района [Фадеева, 2007, гербарий СмолГУ]. Ранее вид уже указывался в этом месте обитания (тогда д. Петраково относилась к Рославальскому уезду Смоленской губернии) (Воронина, 1929), но гербарные сборы по Смоленской области отсутствовали. В 1929 году омелой белой были поражены 17 лип на кладбище у д. Петраково. Опросом лиц, живущих в д. Петраково возрастом 65–70 лет, удалось установить, что росла она там все время на их памяти. В настоящее время обнаружено пять особей омелы на липах среднего возраста, располагающихся обособленным участком в пределах деревенского кладбища на окраине деревни Петраково. Ближайшее современное место нахождение находится в Могилевском районе Белоруссии, пограничном со Смоленской областью (Определитель высших растений Белоруссии, 1999), в России – в Белгородской области, Шебекинский район (личные наблюдения Решетниковой, 2007).

Единственная ценопопуляция *Geranium phaeum* в Смоленской области и в Средней России находится на западной окраине г. Смоленска (Меринков, 2003; Богомолова, Фадеева, 2004). Здесь этот вид произрастает по опушкам мелколиственных и сосновых лесов, среди кустарников и является фоновым растением. По нашим подсчетам на 1 м^2 произрастает 30–40 генеративных особей. Герань красно-бурая занимает характерные для неё в Западной Европе места обитания (окна древостоя, опушки леса), очень хорошо расселяется. Ближайшая ценопопуляции герани красно-бурой находится в Белоруссии, где она внесена в список профилактической охраны (Красная книга республики Беларусь, 2006).

Heracleum sphondylium произрастает на западной окраине г. Смоленска (Фадеева, Богомолова, 2006), Велижском (Бузунова, Конечная, Цвелёв, 2004), Гагаринском (Фадеева, Решетникова, 2007, гербарий СмолГУ) районах. *Heracleum sphondylium* не приводится для флоры Средней России (Маевский, 2006), известен из сопредельной Псковской области, а также из Ленинградской и Новгородской областей (Цвелёв, 2000).

Primula vulgaris впервые обнаружен в апреле 2007г. не только для территории Смоленской области, но и для Средней полосы европейской части России [Фадеева, Богомолова, 2007, гербарий СмолГУ]. Нахождение первоцвета обыкновенного в окрестностях Житомира можно было считать ближайшей точкой произрастания вида к смоленской ценопопуляции, но по устному сообщению Н.М. Решетниковой в августе 2007 этот вид был обнаружен на границе Калужской и Брянской области. Подробных сведений о состоянии брянско-калужской ценопопуляции нет. Ценопопуляция первоцвета обыкновенного, обнаруженная в Шумячском районе, находится по обоим склонам лесного оврага протяженностью около 1,5 км. Данный овраг начинается на южной окраине маленькой деревни Глуменка. На склонах оврага располагается липово-дубовый лес с преобладанием в подлеске орешника обыкновенного. Первоцвет обыкновенный по склонам оврага произрастает группами по 2–5 особей, расстояние между которыми от 30 см до 60 см. Ценопопуляция является нормальной, особи находятся в хорошем состоянии. По наблюдениям местного жителя, агронома А.С. Михайлова это растение и в таком же количестве произрастает здесь не менее 30 лет. Эти данные свидетельствуют об устойчивости ценопопуляции первоцвета обыкновенного, о его успешном внедрении в естественное сообщество и вероятно о миграции его в Смоленскую область не позднее середины XX века.

Primula elatior произрастает на территории Смоленского района в западной окрестности г. Смоленска (Меринков, 2003; Фадеева, Богомолова, 2006), в Велижском районе (Бузунова, Конечная, Цвелёв, 2004). На западной окраине г. Смоленска находится крупная ценопопуляция первоцвета высокого, представленная 7 клонами, располагающимися в окне древостоя на участке сосново-берёзового леса с подростом из ели. Размеры клонов варьируют от 3×2 м до 10×12 м. На участке одного из клонов была заложена пробная площадка размером 1×1 м, на которой произрастало 97 генеративных и 37 вегетативных особей первоцвета высокого. Первоцвет обыкновенный обитает в области на светлых участках леса, либо в окнах древостоя, что похоже по экологическим условиям с местами произрастания вида в Европе. На территории Средней России известен только из Смоленской области (Маевский, 2006).

Единственная ценопопуляция *Phyteuma nigrum* обнаружена в Смоленской области в 500 м к западу н. п. Гнёздово на опушке соснового леса в полосе отчуждения железной дороги [Фадеева, Богомолова, Волков, 2004, гербарий СмолГУ, MW, МНА]. Нормальная ценопопуляция кольника чёрного представлена 31 генеративной и 21 вегетативной особью. Ближайшие места произрастания кольника чёрного находятся на территории Брянской области и на территории Белоруссии (Красная книга Брянской области, 2004; Красная книга Республики Беларусь, 2006).

Исследуемые растения, проникали на территорию Смоленской области в разное время и неодинаковыми путями. Степень успешного расселения их на территории области также различна. Так видами, которые более успешно расселяются, являются, *Ranunculus lanuginosus*, *Digitalis grandiflora*, *Armeria vulgaris*. Эти виды, вероятно, проникли на территорию области сравнительно давно, о чем свидетельствует значительное количество и многочисленность их ценопопуляций, произрастание видов в типичных для них в Европе местах обитания, а также широкое распространение их в Белоруссии и на Украине. Это особенно характерно для лютика шерстистого, для которого известны от двух до четырёх ценопопуляций в Смоленском, Демидовском, Починковском, Кардымовском районах. В Смоленском районе в лесном массиве в окрестностях населённого пункта Колодня *Ranunculus lanuginosus* занимает площади от 25 м^2 до 400 м^2. Для *Digitalis grandiflora* известны две ценопопуляции в Велижском, четыре в Смоленском, две в Хиславичском и по одной в Угранском и Рославльском районах с численностью каждой не менее 10–20 особей. Наиболее крупная из трёх ценопопуляций *Armeria vulgaris* располагается в пойме р. Остёр в Рославльском районе и насчитывает около 60 особей разных возрастных состояний на площади 50×30 кв.

Часть видов в силу своих биологических особенностей и возможно по историческим причинам проникают на восток и расселяются по территории области медленно. К ним относятся *Primula vulgaris*, *Phyteuma nigrum*. Эти виды на территориях Украины и Белоруссии, как правило, встречаются спорадически, часто редки и охраняются. В Белоруссии *Primula vulgaris* не обнаружена. Нужно отметить, что сравнительно активное семенное размножение происходит у кольника чёрного, первоцвета обыкновенного, так как их ценопопуляции нормальные и многочисленные. Сочные плоды омелы белой распространяются птицами. В течение последних 80 лет уменьшилось количество поражённых омелой белой лип с 17 до 4 и осталось всего пять особей омелы. Следовательно, расселение этого вида посредством птиц, скорее всего не происходит. Также старые деревья вырубаются местными жителями, поэтому ценопопуляции омелы белой в Ершичском районе скорее всего грозит исчезновение.

Нахождение ценопопуляций исследуемых видов на границе своего распространения или ареала и за его пределами делают редкие виды, указанные в статье, очень уязвимыми. Часть из названных видов уже занесены в Красную книгу Смоленской области: *Ranunculus lanuginosus*, *Armeria vulgaris*, *Swertia perrenis*, *Digitalis grandiflora*, *Viscum album* (Красная книга Смоленской области, 1997). Остальные рекомендованы к охране или мониторингу численности во второе издание Красной книги Смоленской области (Решетникова, Богомолова, Фадеева, 2007).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 04-04-49641), проекта Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофонда»

Литература

Бузунова И.О., Конечная Г.Ю., Цвелёв Н.Н Дополнение к флоре Смоленской области // Бюлл. МОИП Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 3. С. 74–75.

Красная книга Брянской области. Растения. Грибы. Брянск: ЗАО «Издательство «Читай-город», 2004 г. 272 с., илл.

Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. Гл. редколлегия: Л.И. Хоружик, Л.М. Сущеня, В.И. Парфёнов и др. 2-е изд. Мн.: БелЭн, 2006. 456 с., илл.

Решетникова Н.М., Богомолова Т.В., Фадеева И.А. Предложения по изменению списка растений Красной книги Смоленской области в связи с необходимостью её переиздания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 2. С. 50–59.

Решетникова Н.М. Сосудистые растения национального парка "Смоленское Поозерье" (Аннотированный список видов) // Флора и фауна национальных парков. М, 2002. Вып. 2. 93 с.

Скворцов А.К. Материалы к флоре Смоленской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, Вып. 2. С. 44–52.

Скворцов А.К. Несколько дополнений к флоре Смоленской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 2. С. 65–66.

Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Издательство СПХФА, 2000. 781 с.

ПОПУЛЯЦИИ ОХРАНЯЕМЫХ ОБЛИГАТНЫХ МЕЛОВИКОВ НА СРЕДНЕМ ДОНУ (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Федяева В.В., Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н.

Ростов-на-Дону, Южный федеральный университет

Мониторинг популяций (П) видов, занесенных в Красные книги субъектов РФ, и разработка на этой основе региональных стратегий их охраны – одно из важнейших направлений практической работы по реализации «Стратегии сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов» (2004).

Донская меловая гряда по высокому правому берегу Дона в Шолоховском и Верхнедонском р-нах Ростовской обл. является одним из мест концентрации растений – облигатных меловиков, занесенных в списки охраняемых видов разного уровня. Здесь произрастают 12 видов, занесенных в Красную книгу РФ (Об утвер-

ждении перечней.., 2005) и в Красную книгу Ростовской обл. (2004): *Artemisia salsoloides* Willd., *Erucastrum cretaceum* Kotov, *Genista tanaitica* P. Smirn., *Hedysarum cretaceum* Fisch., *H. grandiflorum* Pall., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Jurinea cretacea* Bunge, *Lepidium meyeri* Claus, *Matthiola fragrans* Bunge, *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng., *Serratula tanaitica* P. Smirn., *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng.

Согласно районированию меловой растительности степной части донского бассейна (Абрамова, 1969) Донская меловая гряда относится к Верхнедонскому району, характеризующемуся наибольшим разнообразием как меловой флоры, так и растительных ассоциаций. Т.И. Абрамовой отмечено здесь 194 вида растений, 21 из которых образуют формации пионерных тимьянников. Особым богатством отличается формация меловых иссопников, которая помимо *Hyssopus cretaceus* включает еще 14 облигатных меловиков из числа охраняемых.

Объектами исследования были П пяти видов растений из числа охраняемых облигатных меловиков (*Artemisia salsoloides*, *Hedysarum cretaceum*, *Hyssopus cretaceus*, *Lepidium meyeri*, *Matthiola fragrans*) на участке Донской меловой гряды протяженностью около 3,5 км между хуторами Меркуловский и Затонский в Шолоховском р-не.

Изучение П проводилось по методике мониторинга видов, занесенных в Красную книгу Ростовской обл. (Федяева, Русанов, 2005). Программа исследований предусматривала: 1) регистрацию местонахождения ценопопуляции (ЦП) с указанием координат; 2) описание физико-географических и почвенных условий местообитания; 3) геоботаническое описание растительного сообщества; 4) определение площади, численности и возрастной структуры ЦП; 5) определение жизненности вида по 3-х балльной шкале В.В. Алехина, высоты генеративных особей, поражений насекомыми-фитофагами, способа самоподдержания ЦП и пр.; 6) сбор материала по семенной продуктивности; 7) выявление форм и степени антропогенного воздействия.

В данном сообщении представлены описания наиболее характерных ЦП изученных видов-облигатных меловиков.

Artemisia salsoloides. Местонахождение: 3,5 км З хут. Меркуловский, правый коренной берег р. Дон, верхняя и средняя части мелового склона СЗ экспозиции крутизной 40°, рассеченного продольными промоинами (49°36.416' с. ш., 41°28.552' в. д., 101 м над у. м.).

ЦП *Artemisia salsoloides* обитает в составе пионерной ассоциации *Artemisia salsoloides* + *Hyssopus cretaceus* на рыхлом меловом щебне с незначительными выходами плотного мела. Вертикальная ярусность ценоза не выражена, высота травостоя – 45–50 см; напочвенный покров в этой начальной стадии зарастания мела не развит. Общее проективное покрытие (ПП) – 15%; истинное (задернение) – 1–2%. ЦП полыни солянковидной занимает площадь около 2500 м^2 в верхней и средней частях крутого склона. Размещение особей в пределах тимьянника более или менее равномерное. Средняя плотность ЦП составляет 1,8 генеративных и 0,2 виргинильных и сенильных особей на 1 м^2; общая численность ЦП – около 5000 особей. Взрослые растения отличаются мощным габитусом, их высота достигает 50 см. По возрастной структуре ЦП – нормальная неполночленная (не представлена группа проростков) с преобладанием взрослых растений – виргинильных, генеративных и сенильных. Самоподдержание ЦП происходит семенным путем, однако возобновление слабое и, вероятно, не ежегодное. Семенная продуктивность по визуальной оценке довольно высока. Жизненность растений вполне удовлетворительная (балл 3), поражения болезнями и вредителями не выявлены. В целом, ЦП достаточно стабильна: при относительно низком уровне возобновления она может длительно существовать за счет большой продолжительности онтогенеза и постоянного пополнения запаса семян в почве. *Artemisia salsoloides* отличается от других облигатных меловиков довольно широкой экологической амплитудой. П полыни солянковидной состоит, как и П иссопа мелового, из более или менее близко расположенных ЦП на всем протяжении обследованного участка Донской меловой гряды. Тимьянники с участием *Artemisia salsoloides* занимают площадь около 20 тыс. м^2, численность П составляет около 40 тыс. особей. Стабильность П в настоящее время зависит только от интенсивности негативных антропогенных воздействий.

Hedysarum cretaceum. Местонахождение: 3,5 км З хут. Меркуловский, напротив хут. Щебуняевский, правый коренной берег р. Дон, вершина мелового склона (49°36.192' с. ш., 41°27.861' в. д., 134 м над у. м.).

Ценозообразующая ЦП *Hedysarum cretaceum* обитает в составе ассоциации *Gypsophila altissima* + *Hedysarum cretaceum* + *Artemisia salsoloides*. Вертикальная структура ценоза двухъярусная. Первый ярус (70–80 см) образован *Pimpinella titanophila* и *Artemisia salsoloides*, второй (25–30 см) – *Hedysarum cretaceum* и *Helichrysum tanaiticum*. Напочвенный покров образован *Stratonostoc commune*. Общее ПП – 80%; истинное – около 10%, покрытие напочвенного яруса составляет 5%. ЦП копеечника мелового входит в состав тимьянника, развитого на рыхлом осыпающемся меловом щебне с мелкоземом на вершине обособленного мелового холма. Для ассоциации характерна относительно высокая степень задернения и снижение в связи с этим доли участия облигатных меловиков. Доминирует *Gypsophila altissima*, содоминантами являются *Hedysarum cretaceum* и *Artemisia salsoloides*. Заметную ценотическую роль в тимьяннике играют злаки (*Festuca cretacea*, *Poa angustifolia*, *Koeleria talievii*) и бедное по видовому составу петрофильно-степное разнотравье. Плотность ЦП копеечника мелового – 38 куртин на 10 м^2 (учетной единицей выбрана куртина в связи с корнеотпрысковой жизненной формой вида). Высота генеративных побегов колеблется в пределах 25–30 см, диаметр куртин составляет 20–40 см. ЦП включает незначительное число подроста: на учетных площадках по 10 м^2 отмечено в среднем 3,4 проростков и 5,6 ювенильных растений.

Семенная продуктивность довольно высокая, однако самоподдержание ценопопуляции осуществляется за счет вегетативного размножения корневыми отпрысками. Жизненность растений удовлетворительная (балл 3). Поражения растений болезнями и вредителями не выявлены. ЦП занимает площадь 700 м^2, ее численность – свыше 2,5 тыс. куртин. Размещение особей равномерное, растения не выходят за пределы ассоциации на участки склона с растительностью переходного характера. Описываемое местонахождение копеечника мелового является одним из двух известных в Ростовской обл., второе зарегистрировано в Верхнедонском р-не на мелах по р. Песковатке. В настоящее время местонахождение в Шолоховском р-не подвержено умеренному выпасу, что с учетом малой площади П и узкой экологической амплитуды вида, представляет угрозу существованию единственной на Донской меловой гряде П копеечника мелового.

Hyssopus cretaceus. Местонахождение: 4 км З хут. Меркуловский, правый коренной берег р. Дон, средняя часть мелового склона СЗ экспозиции крутизной 40°, рассеченная продольными промоинами (49°36.408' с. ш., 41°28.339' в. д., 109 м над у. м.).

ЦП *Hyssopus cretaceus* обитает в составе пионерной ассоциации *Hyssopus cretaceus* + *Pimpinella titanophila* + *Scrophularia cretacea* на рыхлом меловом щебне с выходами плотного мела. Вертикальная ярусность иссопника не выражена, высота травостоя достигает 45 см; напочвенный покров в этой начальной стадии зарастания мела не развит. Общее ПП – 15%; истинное – 1–2%. Плотность ЦП иссопа мелового составляет 4–27 (в среднем 11,5) особей на 1 м^2. ЦП полночленная. Число виргинильных особей на 1 м^2 колеблется от 1 до 15 (в среднем 3,7), генеративных – 5–17 (в среднем 6,6); сенильных – единично. Высота генеративных побегов составляет 15–45 см. Семенная продуктивность довольно высокая. Жизненность растений удовлетворительная (балл 3). Поражения растений болезнями и вредителями не наблюдались. ЦП занимает площадь 2 000 м^2. Общая численность П – свыше 43 тыс. особей, в т. ч. генеративных – около 23 тыс. Иссоп встречается в большем или меньшем обилии во многих ассоциациях и формациях меловой растительности на обследованном участке Донской меловой гряды. В целом, площадь П иссопа мелового составляет около 150 тыс. м^2, общая численность – свыше 3,5 млн. особей. Большая численность и площадь П, хорошие показатели семенного возобновления могут обеспечить ее устойчивость в данном экотопе при отсутствии резких негативных изменений антропогенного характера.

Lepidium meyeri. Местонахождение: 4,5 км З хут. Меркуловский, правый коренной берег р. Дон, нижняя часть мелового склона В экспозиции крутизной 40°, рассеченная продольными промоинами (49°36.192' с. ш., 41°27.861' в. д., 90 м над у. м.).

ЦП *Lepidium meyeri* обитает в составе пионерной ассоциации *Artemisia salsoloides* + *Hyssopus cretaceus* на выходах плотного мела и грубом меловом щебне. Вертикальная структура ценоза двухъярусная. Первый ярус (60–80 см) образован *Artemisia salsoloides*, *Hyssopus cretaceus*, *Pimpinella titanophila*, второй (20–30 см) – *Lepidium meyeri*, *Helichrysum tanaiticum*, *Euphorbia petrophila*. Напочвенный покров отсутствует. Происходит сильный смыв мела из-за крутизны склона. Общее ПП – 15%; истинное – менее 2%. Петрофильное разнотравье очень бедно по видовому составу, его ценотическая роль невелика. Растительный покров разрежен. Плотность ЦП клоповника Мейера колеблется от 4 до 24 (в среднем 10,7) особей на 1 м^2. ЦП характеризуется как полночленная с преобладанием генеративных особей; на 1 м^2 насчитывается в среднем 5,3 генеративных растений, 4,4 виргинильных, 0,9 старых генеративных и сенильных (вместе). Высота генеративных побегов в среднем составляет 17,9 см. Площадь ЦП невелика – около 12 м^2, ее численность не превышает 130 разновозрастных особей. Семенная продуктивность довольно высокая, но семенное возобновление слабое из-за смыва семян со склона. Жизненность растений удовлетворительная (балл 3). Поражений растений болезнями и вредителями нет. На всем протяжении обследованного склона правого коренного берега Дона П клоповника Мейера занимает площадь около 50 тыс. м^2. Она состоит из нескольких немногочисленных ЦП (по 50–150 особей), аналогичных описанной и встречающихся рассеянно по Доской меловой гряде. ЦП приурочены к участкам с наиболее разреженным растительным покровом на обнажениях плотного мела. При задернении меловых склонов клоповник Мейера вытесняется другими видами. Общая численность П едва ли превышает 10 тыс. особей, вероятно, она приближается к 5–7 тыс. особей. Связь *Lepidium meyeri* с весьма узко распространенным типом экотопов – выходами плотного мела, известная пространственная разобщенность и малочисленность ценопопуляций в пределах Донской меловой гряды требуют постоянного контроля за состоянием его популяций.

Matthiola fragrans. Местонахождение: 4,5 км З хут. Меркуловский, правый коренной берег р. Дон, нижняя часть мелового склона В экспозиции крутизной 40° (49°36.192' с. ш., 41°27.861' в. д., 90 м над у. м.).

ЦП *Matthiola fragrans* обитает в составе пионерной ассоциации монодоминантного иссопника *Hyssopus cretaceus* на рыхлом осыпающемся меловом щебне с выходами плотного мела. Вертикальная ярусность иссопника не выражена. Напочвенный покров отсутствует. Средняя высота травостоя 35 см. Общее ПП – 15%; истинное – менее 2%. Растительный покров довольно однородный. Наблюдается сильный смыв мела из-за крутизны склона. ЦП левкоя душистого занимает площадь около 40 м^2. Численность ЦП – 47 особей, плотность – 1–2 особи на 1 м^2. Она относится к полночленным правосторонним ЦП с преобладанием генеративных особей. Высота генеративных побегов – 20–30 см. Семенная продуктивность довольно высокая, но семенное возобновление слабое, очевидно, из-за смыва семян. Жизненность растений удовлетворительная (балл

3). Поражений болезнями и вредителями нет. П левкоя душистого на обследованных меловых склонах долины Дона занимает площадь около 10 тыс. м^2 и состоит из нескольких малочисленных ЦП, аналогичных описанной, входящих в состав тимьянников, незначительно различающихся по флористическому составу и ценотическим характеристикам. Общая численность П не превышает 1000 особей. Размещение особей рассеянное, скопления образуются только на почти голом плотном мелу. Левкой душистый является одним из наиболее уязвимых видов меловой флоры Донской гряды.

В результате исследований было установлено, что наименьшую численность имеют П *Matthiola fragrans*, *Lepidium meyeri*, *Hedysarum cretaceum*, состоящие из относительно малочисленных и по большей части пространственно разобщенных ЦП. *Artemisia salsoloides* и *Hyssopus cretaceus* имеют многочисленные П, состоящие из пространственно сомкнутых или слабо разделенных ЦП.

Литература

Абрамова Т.И. Районы меловой растительности степной части бассейна реки Дон на территории Ростовской и Волгоградской областей // Материалы IX научной конференции аспирантов (Серия точных и естественных наук). Ростов-на-Дону, 1969. С. 49–51.

Красная книга Ростовской области. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения грибы, лишайники и растения / Ред. В.В. Федяева. Ростов-на-Дону, 2004. 333 с.

Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.). Приказ МПР РФ от 25.10.2005 г. № 289.

Стратегия сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов. Приложение к приказу МПР России от 06.04.2004 № 323. М., 2004. 44 с.

Федяева В.В., Русанов В.А. Мониторинг редких и исчезающих видов растений и грибов Ростовской области // О состоянии и перспективах развития особо охраняемых природных территорий и проблеме борьбы с деградацией (опустыниванием) земель. Ростов-на-Дону, 2005. С. 29–36.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОХРАНА АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА *ALCHEMILLA* L. В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Филимонова Т.В.

Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт

Род *Alchemilla* представлен большей частью апомиктными видами, что приводит к большим затруднениям при их определении. Вследствие этого во многих регионах род остается недостаточно изученным, что делает актуальными проблемы изучения рода на региональном уровне. Нами проведено комплексное исследование видов этого рода на территории Мурманской области, в том числе выявлены эколого-географические особенности и рассмотрены вопросы охраны редких видов.

Аборигенная флора Мурманской области насчитывает 8 видов рода *Alchemill*а, 4 из которых занесены в региональную Красную книгу (2003). По своему географическому распространению виды распределяются следующим образом:

1) гипоарктические и арктоальпийские преимущественно европейские виды: *A. alpina*, *A. glomerulans*, A. *murbeckiana*, *A. oxyodonta*, *A. borealis*, *A. wichurae*.

2) эндемичные для Мурманской области виды: *A. kolaënsis*, *A. transpolaris*.

Состав комплекса аборигенных видов, по-видимому, определяется особенностями флорообразования региона. Ряд исследователей (Dahl, 1946; Гроссет, 1960; Тихомиров, 1962) указывают на существование в некоторых районах Мурманской области (п-ов Рыбачий, о. Кильдин) рефугиумов. М.Л. Раменская (1983) предполагает, что на этих участках, по-видимому, смогли пережить последнее оледенение *A. alpina, A. glomerulans, A. oxyodonta*. Учитывая тот факт, что первым на Кольском полуострове освободился ото льда именно материковый северо-запад, дальнейшее расселение этих видов, а также *A. borealis*, *A. wichurae* и *A. murbeckiana*, на исследуемой территории шло по западному пути миграции.

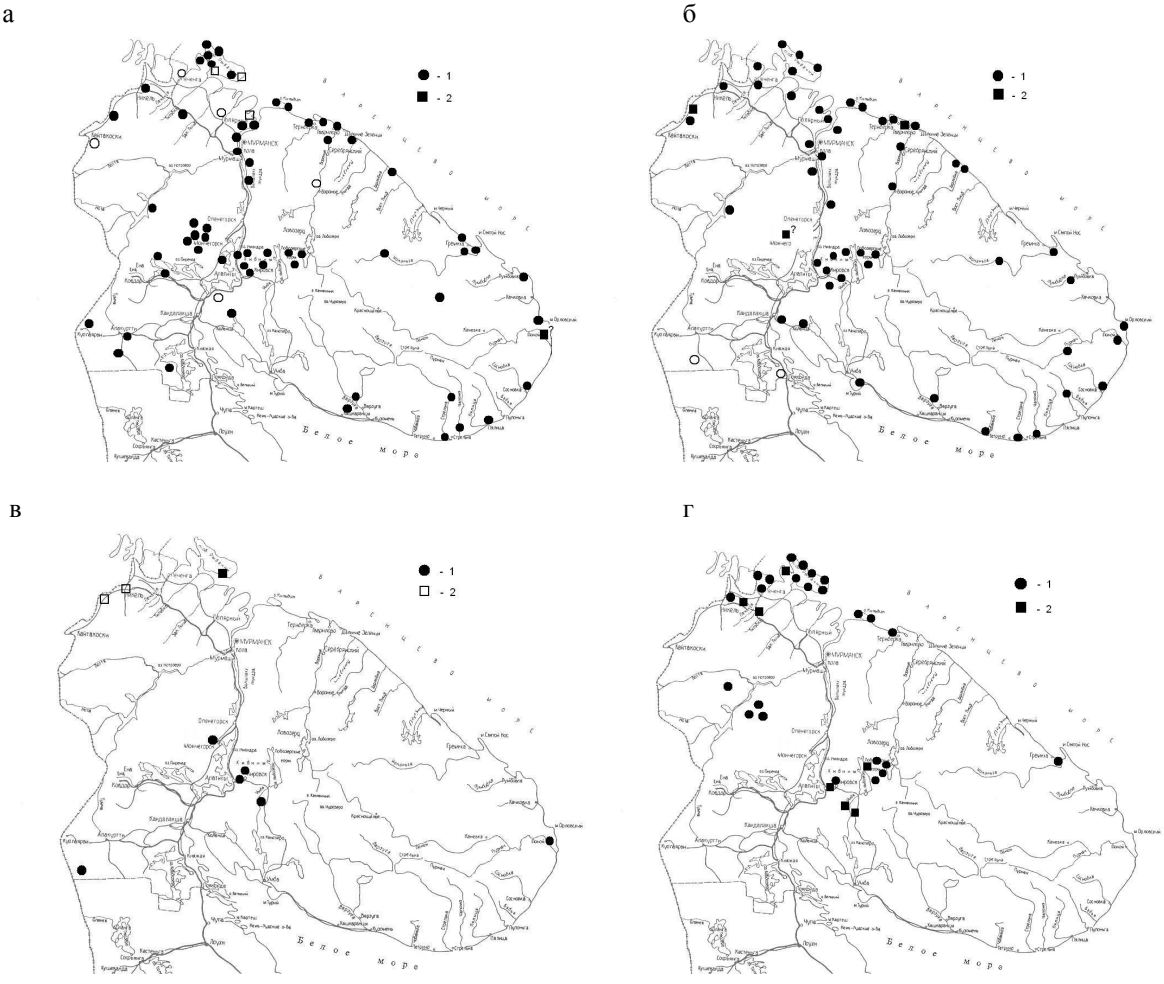
A. murbeckiana и *A. glomerulans* (рис. а, б) расселились по всей тундровой зоне, в изобилии произрастают в горных массивах таежной. С продвижением к югу частота их встречаемости снижается. *A. oxyodonta*, *A. wichurae* и *A. borealis* (рис. 1а, 1б, 1в) оказались менее активными в освоении территории. По литературным данным первые два вида отмечены на северо-западе области: Печенгский р-н, п-ов Рыбачий и побережье Баренцева моря к востоку от Мурманска. Однако сегодня существование *A. oxyodonta* на территории области вызывает сомнения, поскольку с указываемых мест отсутствуют сборы. Нами также была обследована бухта Эйна на п-ве Рыбачьем, одно из местонахождений этого вида, указанное С.В. Юзепчуком (1959), но вид не был найден. Растительные сообщества в этом месте значительно преобразованы человеком и если здесь когда-то и были естественные типы растительно-

сти, то теперь они вытеснены антропогенными с присутствием большого количества адвентивных видов. По-видимому, это стало одной из причин исчезновения популяций *A. oxyodonta*.

Для *A. borealis* достоверно указывается устье р. Вороньей. Сборы с этого места были сделаны нами в 2004 г. В 2005 г. вид был обнаружен в заповеднике Пасвик близ о. Варлаам (крайний северо-запад области). *A. borealis* приводится также для Чуна-тундры Лапландского заповедника (Нухимовская и др., 2003), но местонахождение это остается сомнительным, поскольку подтверждающий гербарный материал отсюда собран некачественно, плохо высушен и определение его невозможно.

A. transpolaris и *A. kolaënsis* (рис. в, г), судя по их ограниченному распространению, виды относительно молодые. Они имеют большое морфологическое и экологическое сходство с *A. glomerulans*, поэтому можно предположить, что данный вид является их предковой формой. Популяции *A. transpolaris* отмечены в Хибинах, в устье р. Поной, в окрестностях г. Мончегорска, в бассейне р. Тумча (юго-запад области). Для *A. kolaënsis* ранее указывалось несколько точек в Печенгском р-не и в районе Капустных озер (бассейн р. Умба). Нами также были найдены небольшие популяции в Хибинах, Ловозерских горах и на п-ве Среднем в долинных понижениях.

A. alpina распространена на северо-западе и севере области – окрестности пос. Никель, п-ов Рыбачий, о.Кильдин, пос. Гремиха, п. Териберка, и в центральных районах – Лавна-тундре, Сальных тундрах, Ловозерских горах (Похилько, 1985, 1992). В 1998 г. сотрудником ПАБСИ Н.Е. Королевой была обнаружена популяция *A. alpina* в Хибинских горах.



Распространение видов рода *Alchemilla* в Мурманской области:

а – *A. glomerulans* (1) и *A. oxyodonta* (2); б – *A. murbeckiana* (1) и *A. borealis* (2); в – *A. transpolaris* (1) и *A. wichurae* (2); г – *A. alpina* (1) и *A. kolaënsis* (2) (закрашенные значки – указания сделаны по гербарным образцам, пустые значки – по литературным данным)

Наиболее высокой адаптационной способностью отличаются *A. glomerulans* и *A. murbeckiana* (табл.). Они в изобилии произрастают в сырых осветленных лесах, по берегам рек, озер, ручьев, на речных песчаных отмелях, в прибрежных зарослях кустарников и трав. По долинам ручьев поднимаются в горно-тундровый

пояс, на севере области встречаются на влажных или слегка заболоченных тундровых луговинах, на склонах по побережью Баренцева моря. *A. murbeckiana* менее требовательна к условиям увлажнения, может произрастать на сухих луговинах, вдоль дорог и нередко заходит на антропогенные места, т. е. является апофитом.

A. wichurae, *A. borealis* и *A. kolaënsis* произрастают в сырых березняках, последний вид встречается также в слабозаболоченных тундрах, по долинам ручьев, у выходов грунтовых вод, на обнаженных мелкоземистых участках. *A. transpolaris* обитает на сырых местах и по берегам водоемов в березовых и елово-березовых лесах, на лужайках, невысоко (до 400–450 м над ур. м.) поднимается в горно-тундровый пояс. *A. kolaënsis* и *A. transpolaris* нередко сопутствуют *A. glomerulans*.

A. oxyodonta произрастает на лужайках по берегу Баренцева моря, на повышенных участках в тундре (Флора Мурманской…, 1959).

Для *A. alpina* отмечено большое разнообразие местообитаний в пределах тундровой зоны и горно-тундрового пояса: растет на скалах, галечниках, травянистых лужайках, по долинам ручьев, на местах с поздно тающим снегом. По берегам горных ручьев спускается в пояс березового криволесья.

Особенности экологии аборигенных видов рода *Alchemilla*

Вид	Лесная зона, горно-лесной пояс			Тундровая зона, горно-тундровый пояс		
	берега водоемов	лужайки	сырые березняки	каменистые россыпи	морское побережье	влажные луговины
A. alpina				+	+	+
A. borealis			+			
A.glomerulans	+	+	+		+	+
A. kolaensis	+		+			+
A.murbeckiana	+	+	+	+	+	+
A. oxyodonta					+	+
A. transpolaris	+		+			+
A. wichurae	+	+	+			

В настоящее время Красная книга Мурманской области (2003) включает 4 вида рода *Alchemilla*: *A. alpina* (категория – 3), *A. transpolaris* (категория – 3), *A. kolaënsis* (категория – 3) и *A. borealis* (бионадзор). На момент составления Красной книги род *Alchemilla* оставался довольно слабо изученным, поэтому представленный там набор видов нуждается в дополнительных коррективах.

Необходимость охраны *A. alpina* не вызывает сомнений, поскольку вид находится на границе ареала. Основными лимитирующими факторами являются горные разработки, строительство, выпас оленей, рекреационная деятельность и связанное с этим вытаптывание. В области *A. alpina* охраняется в Лапландском заповеднике, на территории государственного комплексного заказника «Сейдъявврь» и культивируется на экологическом питомнике Полярно-альпийского ботанического сада, что также имеет большое значение для охраны вида. Согласно законодательным требованиям к охране видов с категорией 3 «в качестве необходимой меры охраны достаточно наличие одного наиболее репрезентативного для данного района Мурманской области места обитания данного вида в охраняемой природной территории с заповедным режимом в каждом административном районе Мурманской области, в котором этот вид обитает или произрастает». В отношении *A. alpina* это требование не в полной мере удовлетворено, так как в одном из административных районов области (Печенгский район) популяции вида не попадают под охрану. В Печенгском районе наиболее крупные по площади популяции расположены на полуострове Рыбачий. Есть указания, что жизненность популяций за последнее десятилетие здесь ухудшилась (Красная книга…, 2003). Оптимальным вариантом охраны вида на данной территории будет создание ботанического памятника природы, охватывающего и ряд других редких видов, произрастающих вместе с *A. alpina*. Рекомендуется также периодическое проведение популяционных исследований с целью выявления динамики жизненности популяций.

A. transpolaris и *A. kolaënsis*, по-видимому, не столь редки, как считалось до сих пор, просто в силу сложности диагностики в природе их может обнаружить только узкий специалист. Так, за последние годы для этих видов нами указано несколько новых точек и, несомненно, в дальнейшем число местонахождений возрастет, возможно даже за пределами Мурманской области. Видам, недостаточно изученным и систематически неясным, для которых нет достаточных данных, чтобы конкретизировать их статус, Красная книга предписывает статус 4. Это дает основания понизить статус редкости этих видов до «4», а в будущем, возможно, и исключить их из Красной книги Мурманской области.

Последний вид Красной книги – *A. borealis* – достоверно известен лишь из двух местонахождений: заповедник «Пасвик» и нижнее течение р. Вороньей, причем популяции весьма малочисленны. В последнее время на р. Вороньей значительно усилилась рекреационная нагрузка, представляющая явную угрозу для существования вида. Таким образом, категория редкости «бионадзор» является недостаточной для надлежащей охраны и должна быть повышена до «3».

Результаты проведенного исследования могут быть использованы при организации природоохранных мероприятий, составлении региональных «Флор» и Красных книг, а также при решении ряда вопросов флорообразования региона.

Литература

Гроссет Г.Э. Антигляциализм в ботанической географии // Бюл. МОИП, 1966. Отд. биол. Т. LXXI (2). С. 147–158.

Красная книга Мурманской области. Мурманское книжное изд-во. 2003. 400 с.

Нухимовская Ю.Д, Губанов И.А., Исаева-Петрова Л.С., Пронькина Г.А. Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. 2003. Вып.2. Сосудистые растения. Ч. 2. 403 с.

Похилько А.А. Материалы к биологии *Alchemilla alpina* L. (манжетки альпийской) // Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты, 1985. С. 31–37.

Похилько А.А. Состояние ценопопуляций *Alchemilla alpina* в Мурманской области // Проблемы оптимизации и использования растительности и растительных ресурсов на Европейском Севере: Тез. докл. регион. науч. конф.: Восьмые Перфильевские чтения, посвящ. 100-летию со дня рождения И. А. Перфильева. Архангельск, 1992. С. 39–40.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Тихомиров Б.А. Основные этапы развития растительности севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека // Бюл. МОИП. 1962. Отд. биол. Т. LXVII. Вып. 1. С. 34–58.

Флора Мурманской области. М.-Л., 1959–1966. Т. 1–5.

Юзепчук С.В. Манжетка – *Alchemilla* L. // Флора Мурманской области. М.-Л., 1959. Т. 4. С. 92–111.

Dahl E. On different types of unglaciated areas during the ice ages and their significance to phytogeography // New Phytol., 1946. V. 45. N. 2. P. 225–242.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРИНЦИПЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Чистякова А.А.

Пенза, Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского

Зональные сообщества лесостепи – луговые степи и широколиственные леса – довольно сильно видоизменены человеком. Большинство степных участков превратились в пашни, а широколиственные леса подверглись неоднократным рубкам. Эти воздействия нарушили структуру сообществ и изменили консортивные связи в них. Аналогичным образом практически полностью исчезли сообщества, переходные между лесом и степью – лесные опушки и кустарниковые степи. Антропогенные воздействия обусловили сукцес-сионную динамику сообществ лесостепи, результатом которой явились (при введении режима заповедности) усиление позиции теневыносливых видов в лесных и переходных ценозах и мезофилизация степных участков. Отмеченные тенденции ведут к обеднению флоры зональных сообществ лесостепи и уменьшению биоразнообразия в целом.

Сплошные рубки широколиственных лесов выровняли их возрастную структуру: из разновозрастных они превратились в одновозрастные, что и нашло отражение в существующих таксациях лесных насаждений по классам возраста. Охрана широколиственных лесов, флористически богатых в прошлом, приводит со временем к восстановлению их возрастной неоднородности, но не видового состава. Причина в том, что даже однократная рубка уничтожает горизонтальную структуру древесного яруса. Её восстановление в дальнейшем обусловлено случайной гибелью одиночных или небольших групп деревьев, что приводит к формированию световой мозаики небольших размеров, способной обеспечить фотосинтез только теневыносливых видов (Чистякова, 1991, 1996 и др.). С этим связана повсеместная смена восточно-европейских дубрав на леса теневого типа – липняки, кленовники, участие светолюбивых деревьев (дуба, ясеня) в которых неуклонно снижается (Смирнова, Чистякова, 1988; Восточно-евр. леса, 2004).

Показателем неблагополучного состояния древесных видов (деревьев, кустарников) может служить состояние их популяций. У древесных растений в благоприятных для них условиях популяции нормальные зрелые или старые, что обусловлено продолжительностью основных этапов генеративного периода (молодости, зрелости, старости). В базовых спектрах нормальных популяций древесных растений всегда выражен локальный максимум, приуроченный к молодым фракциям (Чистякова, 1994). Отсутствие локального максимума и, особенно, виргинильных (взрослых вегетативных) растений может служить основанием для вмешательства в жизнь сообщества, которое должно заключаться в увеличении размеров световых «окон» в местах произрастания подроста светолюбивых деревьев. При анализе карт размещения растений по площади лесного ценоза удалось установить, что полный онтогенез светолюбивого дерева возможен в «окне» площадью 800–1500 м^2, теневыносливого – 300–600 м^2 (Чистякова, 1991, 1996). Кроме того, размер окна корректируется спецификой рельефа и режимом увлажнения экотопа: как правило, на склонах и в пойменных условиях он несколько меньше, чем на равнине (Чистякова, Парпан, 1991; Чистякова, Леонова, 2003).

В подчиненных ярусах лесных ценозов наиболее уязвимы растения полян и опушек, растущие в полутени. Среди них имеются представители семейств орхидные, лилейные, волчеягодниковые, норичниковые, крестоцветные, колокольчиковые и другие, многие из которых занесены в Красные книги России (1988, 2000) и регионов Поволжья и Центра европейской России.

Охраняемые степные и лесостепные участки восточно-европейской лесостепи настолько невелики по площади, что не обеспечивают семенное возобновление степных растений в связи с недостаточной деятельностью по нарушению дернины крупными копытными и роющими животными. Резерватные смены сообществ на охраняемых территориях приводят к замене степных и кустарниковых ценозов луговыми и лесными. Подобная направленность процессов свойственна всем лесостепным заповедникам, в том числе и Пензенскому – «Приволжской лесостепи», созданным для сохранения популяций редких степных видов, в числе которых ковыли (*Stipa* L.), овсецы (*Helictotrichon* Bess.), другие злаки и разнотравье – *Adonis vernalis* L., *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC, *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Iris aphylla* L., *Gentiana cruciata* L. и многие другие. Начавшиеся после заповедания процессы демутации ведут к смене луговых степей вейниковыми лугами и лесными сообществами (Новикова, 1993; Чистякова, 1993).

Для сохранения всего степного разнообразия и степных сообществ в целом необходимо вмешательство человека в виде регулируемого выпаса скота, сенокошения, вырубок массовых видов древесных, а возможно, и более радикальных мер, например, локальных пожаров. Как показали наши исследования, именно благодаря локальным пожарам оказалось возможным сохранение редкого кустарника лесостепи – миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.) – близ северной границы ареала (Чистякова, Горячева, 2006). Пожар на ограниченных по площади территориях ослабляет и уничтожает высокорослые конкуренты за свет, не нанося существенного вреда корневищам миндаля. О неблагополучном положении редких степных видов можно судить по начальной неполночленности их популяций и, особенно, по отсутствию групп взрослых вегетативных – молодых генеративных растений.

Таким образом, сохранение всего биоразнообразия антропогенно нарушенной лесостепи невозможно без вмешательства человека. Ориентиром в глубине и путях его воздействия могут служить популяции охраняемых растений, достоверная оценка состояния которых возможна при постоянном мониторинге.

Литература

Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М, 2004. Кн. 2. 576 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга России: правовые акты. М., 2000, 230 с.

Новикова Л.А. Динамика Пензенских луговых степей и проблема их сохранения // Бюлл. Самарская лука. 1993. № 4. С. 11–128.

Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1998. № 3. С. 40–45.

Чистякова А.А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биологические науки. 1991. № 8. С. 30–45.

Чистякова А.А. Кустарниковая растительность заповедника «Приволжская лесостепь и её роль в процессах залесения степей // Бюлл. Самарская лука. 1993. № 4. С. 94–110.

Чистякова А.А. Структурно-динамические аспекты устойчивости популяций лиственных деревьев // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55. № 4. С. 564–572.

Чистякова А.А. Возрастная мозаичность восточноевропейских широколиственных лесов // Лесоведение. 1996. № 4. С. 29–38.

Чистякова А.А., Горячева И.М. Миндаль низкий в условиях пирогенных сукцессии (Пензенская область) // Вторые чтения, посвященные памяти Ефремова Степана Ивановича. Орел, 2006. С. 150–152.

Чистякова А.А., Леонова Н.А. Состояние охраняемых лесных сообществ европейской лесостепи России и возможности их реконструкции (на примере охраняемых территорий Пензенской области) // Экология. 2003. № 5. С. 323–329.

Чистякова А.А., Парпан В.И. Популяционная структура буковых лесов Карпат и возможности её оптимизации // Экология популяции. М., 1991. С. 198–212.

ВОДОРАЗДЕЛЫ, БИОРАЗНООБРАЗИЕ, РЕЗЕРВАТЫ

Шадрин В.А.

Ижевск, Удмуртский государственный университет

Водораздельные пространства, как возвышенные формы рельефа, играют существенную роль не только в сохранении отдельных элементов биоты, но и целом в процессах биотогенеза того или иного ландшафта. Неоспорима была их роль в ледниковую эпоху, особенно тех ландшафтов, где отсутствовали, или частично были покровные ледники и где они зачастую являли собой рефугиумы той или иной биоты, в нашем случае отдельных таксонов и ценотических локалитетов растительного покрова. Условия обита-

ния здесь (на водораздельных пространствах) были более-менее стабильные, микроклимат при соответствующем макроклимате значительно мягче, получали и получают больше атмосферных осадков, лучше дренированы и, по мнению Э. Брауна (1981), локализованы в умеренной зоне – зоне значительной устойчивости к эрозии. При смещении природно-климатических зон (равно и растительного покрова) в них происходило своего рода наслоение или смешение северных и южных элементов мигрирующих флор и растительных сообществ: в отрицательных формах такого рельефа сохранялись участки холодостойких или северных элементов флоры и растительности, в иных случаях в основном менее холодостойкие неморальные элементы. На открытых участках, склонах долин и возвышений, сохранялись остепнённые комплексы (Шадрин, 1997).

Основные миграции осуществлялись по грядовым водоразделам и склонам рек второго-третьего порядка (своего рода коридорам) как в долготном – основном, так и широтном – вспомогательном направлениях. Эти коридоры располагаются или могут быть сформированы симметрично (параллельно) или ассиметрично. В местах их пересечения или стыка образуются осевые возвышенности, возвышенные равнины или плакорные образования, куэсты. Являясь древними реликтовыми формами рельефа, они служат локальными убежищами участков архаических флор, где происходило и происходит своего рода обмен и обогащение растительного покрова видами разного времени и географического происхождения (Шадрин, 1995, 1999а, б). В тех местах, где очевидно их скопление (локалитеты) формируются общие центры сохранения и распространения, как реликтовых видов, так и участков трансформирующихся флор. В результате происходит не только обогащение, но и взаимообмен между подобными центрами, независимо от удалённости их друг от друга. Благодаря этому элементы флоры и растительности проникали далеко на север, юг, запад, восток той или иной территории. Особенно это прослеживается в ландшафте, входившем в прошлом в перигляциальную зону, т.е. не подвергавшемся сплошным оледенениям.

Интерес к роли возвышенных и водораздельных пространств в генезисе растительного покрова, особенно в сохранении и процветании его реликтовых элементов (своего рода реликтогенеза) наблюдается на протяжении не одного столетия. В своих работах конца 19-го столетия А.Н. Краснов не раз писал, что «возвышенные холмы… были исходными точками расселения флоры», что флора средней России «есть более древняя флора, немногие представители которой сохранились, уцелев в виде лоскутков на вершинах… холмов», что «южно-русские леса не покрывали всего нашего юга, а подобно тому, как и теперь, приурочены были… к высоким водоразделам», что «в течение ледникового периода в более возвышенных пунктах сохранялись… и многие степные растения» (см. Обзор…, 1891, 1892, 1895). Д.И. Литвинов (1891) изучая островные горные боры европейской России, отмечал особое богатство и своеобразие флор подобных возвышенностей как центров расселения, относя их к остаткам плиоценовой флоры. И.К. Пачосский говорил, что на возвышенностях лесные участки могли существовать одновременно со степной флорой, а «древние леса на степях, по мнению В.В. Докучаева, не спускались ниже 60, а вероятно даже и 70 саж. над уровнем моря» (см. Обзор…, 1891, 1892, 1894). Некоторые вопросы в этом направлении разрабатывали также Г.И. Танфильев, П.Н. Крылов, Н.И. Кузнецов и др. (см. Обзор…, 1892, 1894).

В 30–60 годах 20-го столетия идеи получили новое развитие. В работах Е.В. Вульфа, П.Л. Горчаковского, Г.Э. Гроссета, Б.М. Козо-Полянского, И.М. Крашенинникова, К.Н. Игошиной, В.И. Баранова, Л.М. Ятайкина, Ю.Д. Клеопова, М.В. Клокова, Э.М. Лавренко, И.И. Спрыгина и др. обосновывается, что в ледниковый период растительность могла сохраниться на возвышенных местах, или же мигрировать сюда из более южной, перигляциальной, зоны (Шадрин, 1995).

Позднее в некоторых работах (Тихомиров и др., 1984, с. 27) читаем: «Наличие относительно приподнятых территорий… обеспечило возможность накопления значительного флористического разнообразия и последующего распространения… целых флористических комплексов на равнинные и пониженные участки». По сути, распространение идет по системе «коридоров» (Шадрин, 1999а). В этом отношении интересна мысль Ф. Левиса, приводимая в работе Д.В. Эренфельда (1973, с. 198): «наиболее поразительно то, что 85–90% всех идентифицированных природных или культурных ценностей локализуется внутри «естественных коридоров», совпадающих с топографическими коридорами, которые проходят вдоль водных путей и водоразделов между ними» (курсив мой – В.Ш.). Проблемы сохранения более древних форм растительного покрова на возвышенном (плакорном) ландшафте и их дальнейшее расселение обсуждались на V съезде Ботанического общества (Тезисы…, 1973), не раз освещались в работах Р.В. Камелина, Л.Р. Серебрянного, И.Ф. Удры, В.Л. Яхимовича, С.Р. Майорова и др. Нами эти вопросы также не менее активно рассматриваются и анализируются (Шадрин, 1995, 1999а, б, 2004, 2005). Показано, что, кроме отмеченных рефугиумов для европейской России (Маркова и др., 2002), в ландшафте Удмуртии существовали рефугиумы широколиственнолесных и других ценозов (например, лесостепных) с соответствующими реликтовыми комплексами растительного покрова. Источниками их пополнения и поддержания, по крайне мере на нашей территории, особенно в межледниковья, служили не только местные возвышенности (например, водораздельные) и отсутствие ледниковых покрытий, но и рефугиумы возвышенностей в цепочке связанные с Южным Уралом и югом Среднего

Урала (Шадрин, 2004). Здесь полезно привести рассуждение И.Б. Кучерова из отчёта школы-семинара по сравнительной флористике (Юрцев и др., 2001, с. 165): «По данным типологического анализа экотопов, на которых наблюдается концентрация видов на пределах распространения, предполагается, что последнее в посткатастрофические эпохи идет по водоразделам, а в условиях сформировавшейся растительности – преимущественно по малым водотокам». Последние, собственно говоря, также участвуют, но уже в формировании последующего внутреннего топографического коридора распространения растений (чаще их локалитетов), поскольку зарождаются, так или иначе, на плакорных пространствах (Шадрин, 1999а).

Некоторые факты, позволяющие высказывать нами соображения о сохранении, например отдельных реликтов растительного покрова на территории Удмуртии с давних времён, изложены А.И. Толмачёвым в работе Ю.П. Юдина (1963, с. 548): «…рассматривать все лесные (в широком смысле) виды на нашем европейском северо-востоке в качестве послеледниковых иммигрантов едва ли есть необходимость. Их существование на пространствах, непосредственно не подвергавшихся вюрмскому оледенению едва ли могло прерываться под воздействием сопровождавших последнее изменений условий». Ранее по тексту замечает: «Некоторые ботанико-географические факты едва ли объяснимы без допущения переживания на неоледеневавших участках горной страны отдельных элементов современной флоры в эпоху наибольшего распространения ледников на севере Евразии…» (Там же, с. 498). Во всяком случае, на территории Удмуртии эта стабильность отражается в наличии локалитетов неморальных, лесостепных и части таёжных ценозов, приуроченных к определённому возвышенному ландшафту. Роль подобных рефугиумов не только в сохранении локалитетов растительного покрова как своеобразных резерватов, но и как источников биоразнообразия. Последнее, как известно, является важным экологическим показателем устойчивости экосистем. Всякое сохранение его – есть факт процветания на той или иной территории биоты, ведущим компонентом которой является растительный покров.

В историческом аспекте биоразнообразия значение имело то, что территория Удмуртии в четвертичный период не покрывалась оледенениями и входила в перигляциальную зону (Дедков и др., 1974; Бутаков, 1981). Эту зону часто определяют как территорию с суровым климатом и скудной растительностью, тем не менее, и здесь наблюдались периоды благоприятной обстановки, особенно в межледниковья. Существует мнение, что ледниковая эпоха вовсе не была временем лютых холодов, и что уменьшение температуры сопровождалось и увеличением количества осадков (Гернет, 1981). В умеренном поясе в летние месяцы температура нередко повышалась до +20^{o}C, а в межледниковья в зоне широколиственных лесов среднегодовые температуры были выше современных на 3–4^{o}C (Ясаманов, 1985). Неудивительно, что существует точка зрения о присутствии древесных пород вблизи ледника (Сукачёв, 1938; Кожевников, 1996; и др.). Это был «довольно сложный ландшафт, включавший и участки леса» – подчеркивал А.И. Толмачёв в работе Ю.П. Юдина (1963, с. 507). Cruger (1972 – цит. по: Кожевников, 1996, с. 270), исследуя Аляску, отметил, что «целый ряд теплолюбивых растений существовал в этом штате всего в 20 км от края льдов». А, например, флора окраин Скандинавского ледника имела смешанный характер, в состав которой входили элементы арктической, альпийской, таёжной и чернозёмно-степной флоры (Литвинов, 1891). Тем не менее, в перигляциальной зоне на территории Удмуртии существовали и локалитеты и ландшафтно-зональные рефугиумы растительного покрова, а отсутствие покровных ледников создавало благоприятные условия для сохранения и развития биоценозов в таких убежищах, являющихся аккумуляторами неморальных, бореальных, степных и лесостепных реликтовых сообществ. Несомненно, это имело значение не только в сохранении, но и в поддержании и повышении биоразнообразия растительного покрова Удмуртии (Шадрин, 1999а, б, 2003, 2005).

Бесспорно, раритетность уцелевших естественных участков с их первозданностью, особенно в антропогенном ландшафте, значима и с точки зрения генезиса окружающей ландшафтной среды и зональности, и как резерватов биоты и источников дальнейшего распространения, и как источников постоянства и пополнения биоразнообразия, а значит и устойчивости экосистем. Ряд примеров таких уникальных ботанических ландшафтов на территории Удмуртии нами уже приводился (Шадрин, 1999б, 1997, 2001, 2003).

Литература

Браун Э. Рельеф умеренной зоны // Неспокойный ландшафт. Пер. с англ. М., 1981. С. 139–144.

Бутаков Г.П. Граница максимального оледенения в Вятско-Камском регионе // Физико-географические основы развития и размещения производительных сил нечерноземного Урала. Пермь, 1981. С. 102–110.

Гернет Е.С. Ледяные лишаи. М., 1980. 145 с.

Дедков А.П., Малышева О.Н., Порман С.Р., Рождественский А.Д. Древние поверхности выравнивания и останцевый рельеф Удмуртии // Развитие склонов и выравнивание рельефа. Казань, 1974. С. 64–76.

Кожевников Ю.П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 397 с.

Литвинов Д.И. Геоботанические заметки о флоре европейской России // Bull. de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou, 1891 (1890, № 3). Т. 4. P. 322–431.

Маркова А.К., Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания Валдайского оледенения (24–18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным // Докл. АН, 2002. Т. 386, № 5. С. 681–685.

Обзор ботанической деятельности в России за 1890 год. СПб., 1891. 157 с. + I-XXI разд. паг.

Обзор ботанической деятельности в России за 1891 год. СПб., 1892. 264 с. + I-XXVI разд. паг.

Обзор ботанической деятельности в России за 1892 год. СПб., 1894. 187 с. + I-XXVI разд. паг.

Обзор ботанической деятельности в России за 1893 год. СПб., 1895. 166 с. + I-XXI разд. паг.

Сукачев В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. М.-Л., 1938. Т. 1. С. 183–234.

Тезисы докладов V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Киев, 1973. 403 с.

Тихомиров В.Н., Киселева К.В., Новиков В.С., Октябрева Н.Б. Итоги изучения флоры Окско-Клязьминского междуречья // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР (Материалы совещания. Декабрь 1983 г.). М., 1984. С. 26–28.

Шадрин В.А. Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та, 1995. № 3. С. 104–115.

Шадрин В.А. Природное остепнение в свете флорогенеза Удмуртии // Проблемы межэтнических взаимодействий в сопредельных национальных и административных образованиях (на примере Среднего Прикамья): Тез. докл. конф. Сарапул, 1997. С. 39–41.

Шадрин В.А. Миграционные коридоры растений и локальные убежища реликтов на территории Удмуртии // Перспективы развития Волжского региона; Материалы Всерос. конф. Тверь, 1999а. С. 20–22.

Шадрин В.А. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестн. Удм. ун-та, 1999б. № 5. С. 13–33.

Шадрин В.А. Некоторые эколого-ценотические и ландшафтные особенности редких видов растительного покрова Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та, 2001. № 7. С. 44–63.

Шадрин В.А. Уникальные ботанические ландшафты Удмуртии – резерваты и источник биоразнообразия / Доклад на сайте УдГУ в INTERNET: http://v3.udsu.ru/item-ipspub/meth-v/obj-08499.html. 2003. (14145 символов, 0,65 п. л.).

Шадрин В.А. Проявление зональности растительного покрова Удмуртской Республики через ее локальные флоры // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева: Материалы VI раб. совещ. по сравнит. флористике. Сыктывкар, 2004. С. 69–77.

Шадрин В.А. Зонально-экологические аспекты растительного покрова Удмуртии // VII научно-практическая конференция, посвященная 245-летию г. Ижевска: Материалы конф. Ижевск, 2005. Часть 2. С. 174–178.

Эренфельд Д. Природа и люди. Пер. с англ. М., 1973. 254 с.

Юдин Ю.П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1963. Вып. 4. С. 493–571.

Юрцев Б.А., Абрамов Н.В., Кучеров И.Б. II школа-семинар по сравнительной флористике (11–15 сент. 2000 г., национальный парк «Марий Чодра») // Бот. журн., 2001. Т. 86. № 5. С. 162–166.

Ясаманов Н.А. Древние климаты Земли. Л., 1985. 295 с.

РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ ГОРНОЙ ШОРИИ

Шереметова С.А., Буко Т.Е.

Кемерово, Институт экологии человека СО РАН

Своеобразие флоры Горной Шории издавна привлекало внимание ботаников. При изучении флоры и растительности этого региона исследователи неоднократно затрагивали вопросы систематики, биологии и распространения редких, реликтовых и эндемичных растений (Крылов, 1891; Ревердатто, 1925; Грубов, 1940; Куминова, 1949; Хлонов, 1965; Положий, Крапивкина, 1985; Ермаков, 2003 и др.).

В схеме геоморфологического районирования Кемеровской области Горная Шория, характеризуется как типичная среднегорная область с преобладанием сильно расчлененных долинами рек и ручьев пологих водоразделов, основная масса которых имеет высоты не превышающие 1000–1200 м н.у.м. с отдельными вершинами (Мустаг – 1560 м, Патын – 1620 м н.у.м. и др). Климатические условия в целом характеризуются как умеренно холодные.

Согласно геоботаническому районированию (Куминова, 1949) данная территория относится к Кондомо-Мрасскому горно-таежному району. Господствующей растительной формацией является черневая тайга или, по мнению Н.Б. Ермакова (2003), мелколиственно темнохвойные субнеморальные черневые леса – элемент коренной горной растительности южной Сибири и своеобразное ботанико-географическое явление в растительном покрове Северной Азии. Черневая тайга покрывает водоразделы и склоны нижних горизонтов гор. Кедровые леса встречаются в верховьях рек. Сосновые леса выражены крайне слабо и приурочены к ксерофитизированным с обедненными почвами прибрежным хребтам вдоль рек Мрассу и Кондома. В связи с большим распространением в районе старовозрастных гарей и вырубок осиново-березовые, березовые и осиновые леса имеют довольно широкое распространение. Луга представлены как лесными, так и пойменными типами. Пойменные луга занимают небольшие по площади пространства, среди них довольно широко распространены злаковые и злаково-разнотравные луга. Лесные луга располагаются по опушкам и на лесных по-

лянах. На лесных полянах, благодаря хорошему освещению и обильно выпадающим осадкам, развиваются мощные высокотравные луга. Такое высокотравье весьма обычно для вырубок, гарей и разреженных пихтово-осиновых лесов. Болота распространены слабо. Представлены сфагновые болота высокогорных падей и седловин около вершин, возле верхнего предела леса; а также мохово-травянистые болота в истоках мелких речек. Несколько чаще встречаются травянистые кочковатые «согры» речных пойм. В слабовыраженном альпийском поясе представлены небольшие участки субальпийских лугов, кустарниково-лишайниковые и щебнистые тундры. Нередко по вершинам и склонам располагаются крупнокаменистые россыпи, почти не покрытые растительностью.

В существующую систему особо охраняемых территорий Кемеровской области входит Государственный природный национальный парк «Шорский», на территории которого охраняется большая часть редких растений Горной Шории. В 2000 г. издана Красная книга Кемеровской области, в которую включено 65 видов сосудистых растений подлежащих охране на территории Горной Шории. В этом издании статус вида указывается по классификации, принятой комиссией по редким и исчезающим видам Международного Союза охраны природы (МСОП), применительно к Кемеровской области. Они следующие: категория 0 (Ex) – по-видимому, исчезнувшие; категория 1(E) – находящиеся под угрозой исчезновения; категория 2 (V) – уязвимые, которым в ближайшем будущем грозит перемещение в одну из вышеназванных категорий; категория 3 (R) – редкие, представленные небольшими популяциями; категория 4 (I) – виды с неопределенным статусом. Принято решение о переиздании Красной книги Кемеровской области. За последние годы в результате флористических исследований, проводимых сотрудниками Кузбасского ботанического сада (ИЭЧ СО РАН), были накоплены дополнительные сведения, позволяющие внести изменения в существующий список редких и исчезающих растений Горной Шории.

Очевидно, что охрана отдельных видов неразрывно связана с охраной сообществ в целом, поэтому приводим анализ редких и исчезающих видов по основным типам местообитаний.

В высокогорных сообществах охране подлежат 12 видов. К категории 2(V) относятся: *Aconitum pascoi* Worosch., *Veronica densiflora* Ledeb., *Dasystephana septemfida* (Pallas) Zuev, *Rhodiola rosea* L. К категории 3 (R): *Stemmacantha orientale* (Serg.) Czer., *Saussurea frolovii* Ledeb., *Patrinia sibirica* (L.) Juss., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Rhododendron aureum* Georgi, *Adenophora golubinzevaeana* Reverd., *Callianthemum sajanense* (Regel.) Witas., *Hyperzia selago* Bernh. ex Schrank et Mart.

Этот список предлагаем дополнить следующими видами: *Erigeron uniflorus* subsp. *eriocalyx* (Ledeb.) Vierh. – категория 2 (V), *Cortusa altaica* Losinsk., *Minuartia verna* (L.) Hiern., *Minuartia biflora* (L.) Schinz et Thell., *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C.A. Mey. – категория 3 (R), а так же впервые обнаруженными для Кемеровской области *Trifolium eximium* Stephan ex DC., *Gastrolychnis tristis* (Bunge) Czer., *Aconitum leucostomum* Worosch. – категория 3 (R).

Территория Кемеровской области, а именно Горная Шория, уникальный рефугиум третичной растительности, где сохранилась самая крупная в Сибири формация широколиственного леса из *Tilia sibirica* Bayer. Также большой интерес представляют черневые леса, которые на территории Кемеровской области представлены наиболее широко. В данных сообществах охране подлежат 23 вида. Особого вимания заслуживают такие виды, как *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb., *Poa remota* Forsell., *Sanicula europaea* L., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Lepisorus clathratus* (Clarke) Ching, *Scrophularia nodosa* L., *Ophioglossum vulgatum* L., *Tilia sibirica*, *Geranium robertianum* L., *Polypodium vulgare* L. Некоторые из них в Кемеровской области встречаются только в лесных сообществах Горной Шории: *Tilia sibirica*, *Sphaerotorrhiza trifida* (Poiret ex Lam.) Khokhr., *Scrophularia altaica* Murr., *Ophioglossum vulgatum* L. (категория 2 (V)), *Geranium robertianum* L. (категория 3 (R)).

В других типах сообществ – луговых, болотных, водных и околоводных отмечено 17 редких видов растений. На территории Кемеровской области только в Горной Шории из них встречаются: *Scirpus validus* Vahl. – 3 (R), *Campanula bononiensis* L. – 2 (V), *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don. – 1 (E). Петрофитные группировки на скальных выходах по берегам рек Мрассу и Кондомы включают в свой состав большое количество редких видов, и являются весьма уникальными для пояса черневой тайги. Наиболее интересны в этом отношении окрестности города Спасска (верховье р. Кондомы), Катунская грива (среднее течение р. Кондомы), верхнее и среднее течение р. Мрассу. Всего редких видов в этих сообществах 12. К категории 1 (E) относятся: *Tulipa patens* Agardh. ex Schult. et Schult., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don., *Dracocephalum krylovii* Lipsky; к категории 2(V): *Rheum compactum* L., *Allium rubens* Schrad. ex Willd, *Aconitum biflorum* Fisch. ex DC., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Ephedra distachia* L., *Asplenium ruta-muraria* L.; к категории – 3 (R): *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess., *Gypsophila patrinii* Ser., *Melica altissima* L.

Нами изучено состояние ценопопуляций *Dracocephalum krylovii*, который является узколокальным эндемиком и произрастает только на территории Горной Шории. Наши исследования показали что, ценопопуляции змееголовника Крылова полночленные, поддержание их идет в основном благодаря вегетативному размножению, хотя присутствует и семенное. С учетом труднодоступности местообитаний существованию данного вида в настоящее время ничего не угрожает. Считаем, что следует изменить статус этого вида и отнести к категории 3 (R).

Так же, по нашему мнению, следует изменить статусы у следующих видов: *Rheum compactum*, *Tulipa patens*, *Physochlaina physaloides*.

Популяции *Rheum compactum* немногочисленны, в основном преобладают генеративные особи (от 1 до 6 на 100 м^2), несущие 2–3 цветоноса и состоящие из 3–5 побегов, ювенильных особей не более двух на 100 м^2 или они вообще отсутствуют, проростков до четырех на 100 м^2. Кроме того, этот вид активно заготавливается местным населением. Предлагаем перенести этот вид в категорию 1 (E).

Популяции *Tulipa patens* приурочены только к ступеням скальных выступов, которые занимают в целом небольшую площадь на исследуемой территории, они представлены достаточно большим количеством особей, иногда выходя на доминирующие позиции на отдельных площадках. Подсчет количества особей *Tulipa patens* на 1 м^2 дал следующие результаты: от 1 до 16 генеративных особей, от 1 до 23 ювенильных. В среднем на 1 м^2 приходится по 5 генеративных и по 4 ювенильных особи. Высокая крутизна склонов, а также то, что скальные уступы с *Tulipa patens* расположены в верхней части склонов, делает их труднодоступными, что способствует достаточно хорошему сохранению популяций этого редкого вида. Предлагаем перенести этот вид в категорию 2 (V).

Обнаружены новые местообитания *Physochlaina physaloides*, популяции занимают достаточно большие площади, располагаются в труднодоступных местах и являются полночленными, растения хорошо возобновляются как семенным, так и вегетативным путем. Это позволяет перенести данный вид в категорию 3 (R).

Allium rubens отмечен во многих районах Кемеровской области. Образует многочисленные популяции в типичных местообитаниях (скалы), часто в труднодоступных местах. Иногда выступает доминантом в петрофитных группировках. В связи с этим предлагаем исключить этот вид из списка редких и исчезающих растений Кемеровской области.

Впервые для Кемеровской области на территории Горной Шории нами обнаружены *Asplenium altajense* (Kom.) Grub. и *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. на скальных выходах рек Мрассу и Мундыбаш. Поскольку их популяции малочисленны, число мест обитания ограничено, мы предлагаем внести эти виды в список редких и исчезающих растений Кемеровской области и отнести к категории 2 (V).

Учитывая существующий список редких и исчезающих растений Российской Федерации (Перечень …, 2005), необходимо внести в новое издание Красной книги Кемеровской области следующие виды: *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl., *Stipa pennata* L., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich (с категорией 3 (R)).

Наши флористические исследования позволили значительно дополнить сведения о распространении редких растений на территории Горной Шории и обнаружить 5 новых для Кемеровской области видов.

Литература

Андреева О.С. Система охраняемых природных территорий в Горной Шории // Особо охраняемые природные территории Алтайского края и сопредельных регионов; тактика сохранения видового разнообразия и генофонда. Барнаул, 1999. С. 6–7.

Грубов В.И. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау // Советская ботаника, 1940. № 1. С. 84–85.

Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2003. 232 с.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / Под ред. И.М. Красноборова. Кемерово, 2000. 244 с.

Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Изв. Томск. ун-та, 1891. Вып. 1. 40 с.

Куминова А.В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1949. 167 с.

Приказ Министерства природных ресурсов Российской Федерации № 289 от 25 октября 2005 г.

Положий А.В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 156 с.

Ревердатто Л.Ф. К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау // Изв. Томск. ун-та, 1925. Т. 25. С. 277–280.

Хлонов Ю.П. Липа и липняки Западной Сибири. Новосибирск, 1965. 154 с.

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ ВИДАХ РАСТЕНИЙ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Юрицына Н.А.

Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН

При анализе растительности экотопов с засоленными почвами в Нижнем Поволжье, а именно в Астраханской области (Голуб, 1985, 1986; Golub, Mirkin, 1986; Голуб, Чорбадзе, 1988; Golub, Čorbadze, 1989; Golub, 1994, 1995; Голуб и др., 1998; Freitag et al., 2001; Юрицына, 2004, 2007; собственные исследования), было установлено, что в сообществах встречаются редкие и исчезающие виды растений, нуждающихся в охране на различных административных уровнях.

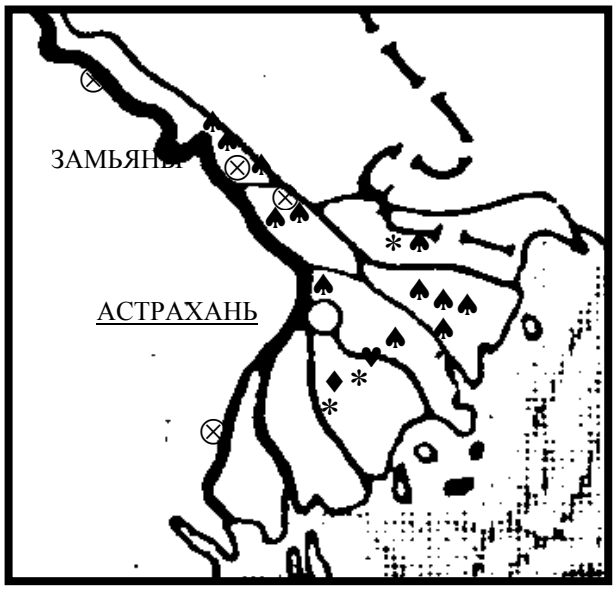
Они количественно немногочисленны (5 видов) и в их перечне отсутствуют занесенные в Красную книгу Российской Федерации (Приказ Министерства…, 2005). Из них 3 – *Allium capsicum* (Pall.) Bieb., *Asparagus breslerianus* Schult. & Schult. fil., *Tulipa biflora* Pall. – включены в Красную книгу Астраханской области (2004) и 2 – *Eriochloa succincta* (Trin.) Kunth, *Glycyrrhiza glabra* L. – указаны как сокращающие численность и ареал в течение определенного времени по естественным и/или антропогенным причинам для территории Юго-востока Европы в сводке под редакцией А.Л. Тахтаджяна (Редкие и исчезающие…, 1981). Ниже приводится их список, указаны районы находок и показано распространение (Рис.).

Лук каспийский – *Allium capsicum* (Pall.) Bieb. – и Спаржа Бреслера – *Asparagus breslerianus* Schult. & Schult. fil. – единично встречаются в составе зональных пустынных сообществ в центральной части дельты Волги (Приволжский район Астраханской области).

Солодка голая – *Glycyrrhiza glabra* L. – регистрируется по всей дельте Волги, кроме западной части, и в южной части Волго-Ахтубинской поймы (Володарский, Красноярский, Наримановский, Приволжский и Харабалинский районы). Она встречается в составе зональных пустынных сообществ – на востоке дельты Волги; в луговостепных сообществах из травянистых многолетников на умереннозасоленных почвах, краткосрочно заливаемых в половодье или только длительно подтапливаемых грунтовыми водами, – по всей указанной территории; на лугах со слабо- и среднезасоленными почвами, длительно затапливаемых в половодье, – на востоке дельты Волги; в составе кустарниковых и древесно-кустарниковых сообществ с доминированием *Tamarix ramosissima* на прирусловых гривах и буграх с легкими не- или слабозасоленными с поверхности почвами, не заливаемых в половодье, – на юге Волго-Ахтубинской поймы. Наиболее массово этот вид отмечается в ассоциациях луговостепных сообществ, где он довольно обычен – характеризуется высокой константностью, но при этом имеет не очень большое обилие. Во всех других случаях он представлен в ассоциациях главным образом единично.

Тюльпан двуцветковый – *Tulipa biflora* Pall. – единично отмечается в составе зональных пустынных сообществ в восточной и центральной частях дельты Волги (Камызякский, Красноярский и Приволжский районы).

Шерстняк перехваченный – *Eriochloa succincta* (Trin.) Kunth – отмечается в восточной и западной частях дельты Волги и южной части Волго-Ахтубинской поймы (Енотаевский, Красноярский, Икрянинский и Харабалинский районы). Он встречается на длительно затапливаемых в половодье луговых солончаках – на западе дельты Волги; в луговостепных сообществах из травянистых многолетников на умереннозасоленных почвах, кратковременно заливаемых в половодье или только длительно подтапливаемых грунтовыми водами, – на востоке дельты Волги и юго-востоке Волго-Ахтубинской поймы. Кроме того, вид зарегистрирован в составе кустарниковых и древесно-кустарниковых сообществ с доминированием *Tamarix ramosissima* на заливаемых в половодье участках вдоль водотоков – на юго-западе Волго-Ахтубинской поймы. Здесь почвы слабо засолены с поверхности, а во втором полуметре засоление значительно возрастает; тип засоления в верхних горизонтах – хлоридно-сульфатный, во втором полуметре – он меняется на сульфатно-хлоридный. Во всех перечисленных сообществах этот вид редко встречается и характеризуется низким обилием в ассоциациях.



Распространение некоторых редких и нуждающихся в охране видов растений в сообществах на засоленных почвах в Астраханской области. Масштаб примерно 1 : 2 500 000.

♦ *Allium capsicum*
♥ *Asparagus breslerianus*
⊗ *Eriochloa succincta*
♠ *Glycyrrhiza glabra*
* *Tulipa biflora*

Указанные виды отмечены в 8 ассоциациях (названия и номенклатура установлен-ных синтаксонов соответствуют правилам 3-го издания «Международного кодекса фитоценологической номенклатуры» (Weber et al., 2000)): ***Kochietum prostratae*** Golub 1994, ***Salsoletum dendroidis*** Golub 1994, ***Alismato-Salicornietum*** Golub 1985, ***Cichorio-Lactucetum serriolae*** Golub et Mirkin 1986, ***Cynancho-Artemisietum santonicae*** Golub et Mirkin 1986, ***Lepidio-Cynodontetum*** Golub et Mirkin 1986, ***Polygono-Aeluropodetum pungentis*** Golub et Mirkin 1986, ***Atriplici aucheri-Tamaricetum ramosissimae*** Golub et al. 1998.

Из-за того, что рассматриваемый район отличается высокой плотностью населения и освоенностью территории, антропогенное влияние на его растительный покров доста-точно велико. В последнее время здесь к уже существующим видам неблагоприятного воздействия на растительные сообщества (выпас, сенокошение, распашка лугов, сбор растений на букеты, рекреация и т.д.) добавляются новые. Например, происходит активное уничтожение многих местообитаний в результате развернувшегося активного строительства. Для Астраханской области пока не создана «Зеленая книга», поэтому сообщества, в состав которых входят охарактеризованные виды, являются потенциальными компонентами для такой сводки. Виды *Eriochloa succincta* (Trin.) Kunth и *Glycyrrhiza glabra* L., оставшиеся за рамками официальных природоохранных документов, по-видимому, также требуют более внимательного изучения и отношения к своему статусу.

Литература

Голуб В.Б. К характеристике ассоциации *Alismato-Salicornietum* в дельте Волги // Антропогенные процессы в растительности. Уфа, 1985. С. 35–47.

Голуб В.Б. Сообщества *Glycyrrhizetea glabrae* на Нижней Волге // Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев) / Под ред. Б.М. Миркина. М., 1986. С. 159–172.

Голуб В.Б., Чорбадзе Н.Б. К синтаксономической характеристике растительных сообществ западных подстепных ильменей дельты р. Волги. Деп. в ВИНИТИ 8.09.88 г. № 6909-В88. М., 1988. 57 с.

Голуб В.Б., Кузьмина Е.Г., Юрицына Н.А. Сообщества с доминированием Tamarix ramosissima в долине Нижней Волги // Укр. Фітоц. зб. 1998. Сер. А. Вып. 1 (9). С. 52−60.

Красная книга Астраханской области / Под общ. редакцией Ю.С. Чуйкова. Астрахань, 2004. 356 с.

Приказ Министерства природных ресурсов Российской Федерации от 25 октября 2005 г. N 289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)».

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

Юрицына Н.А. К вопросу об охране галофитной растительности Северного Прикаспия // Изв. Самарского Научн. Центра РАН. Спецвып. «Актуальные проблемы экологии». Самара, 2004. Вып. 3. С. 125–136.

Юрицына Н.А. Растительные сообщества и флора депрессий в окрестностях г. Астрахани // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования [Текст]: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посв. 75-летию Астраханского гос. Ун-та. 20–25 авг. 2007 г. / Сост.: В.Н. Пилипенко, С.Р. Кособокова, Л.В. Яковлева. Астрахань, 2007. Ч. 2. С. 80–81.

Freitag H., Golub V.B., Yuritsyna N.A. Halophytic Plant Communities in the Northern Caspian Lowlands: 1, Annual Halophytic Communities // Phytocoenologia. 2001. V. 31. № 1. P. 63–108.

Golub V.B. The Desert Vegetation Communities of the Lower Volga Valley // Feddes Repertorium. 1994. V. 7–8. P. 499–515.

Golub V B. Halophytic, Desert and Semi-desert Plant Communities on the Territory of the Former USSR. Toglatti, 1995. 32 p.

Golub V.B., Čorbadze N.B. The Communities of the Order Halostachyetalia Ţopa 1939 in the Area of Western Substeppe Ilmens of the Volga Delta // Folia Geobot. et Phytotax. 1989. V. 24. № 2. P. 113–130.

Golub V.B., Mirkin B.M. Grasslands of the Lower Volga Valley // Folia Geobot. et Phytotax. Praha, 1986. V.21. № 4. P. 337–395.

Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. V. 11. № 5. P. 739−769.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА

Абдуллаев А.А., Ризаева С.М., Эрназарова З.А, Клят В.П., Курязов З.Б. НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ТАКСОНОМИИ РОДА Gossypium L. (ХЛОПЧАТНИК) 5

Амосова А.В., Бадаева Е.Д. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА GISH ДЛЯ АНАЛИЗА БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ГЕНОМОВ ТЕТРАПЛОИДНЫХ И ГЕКСАПЛОИДНЫХ ВИДОВ ПШЕНИЦЫ 8

Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Мишанова Е.В. СИСТЕМАТИКА и ЭВОЛЮЦИЯ РОДА Pinus L. (Pinaceae Adans.) на ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН 9

Арсланова Л.Р., Калашник Н.А. КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ и ЭНДЕМИЧНЫХ УРАЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА *Oxytropis* DC. 11

Баркалов В.Ю., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Кожевникова З.В. КАРИОЛОГИЯ ФЛОРЫ САХАЛИНА И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ: ДАЛЬНЕЙШЕЕ ИЗУЧЕНИЕ 14

Бурляева М.О., Вишнякова М.А., Алпатьева Н.В., Чесноков Ю.В. К РЕШЕНИЮ ВОПРОСОВ БИОСИСТЕМАТИКИ *Lathyrus sativus* L. (*Fabaceae*) 17

Волкова С. А., Горовой П. Г. КАРИОТИПЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ 20

Герус Д.Е., Агафонов А.В. РЕГИСТРАЦИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ и МОДЕЛИРОВАНИЕ в ЭКСПЕРИМЕНТЕ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ПРОЦЕССОВ СРЕДИ СИБИРСКИХ StH-ГЕНОМНЫХ ВИДОВ РОДА *ELYMUS* (TRITICEAE: POACEAE) 22

Гнутиков А.А., Моторыкина Т.Н., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г. К ИЗУЧЕНИЮ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ЛАПЧАТОК (*POTENTILLA*, *ROSACEAE*) И МЯТЛИКОВ (*POA, POACEAE*) В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ И НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ 25

Дегтярева Г.В., Клюйков Е.В., Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Пименов М.Г. СИСТЕМАТИКА *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ ПО НУКЛЕОТИДНЫМ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМ СПЕЙСЕРОВ ITS ЯД-РДНК И *PSB*A-*TRN*H ХПДНК 28

Зощук Н.В., Зощук С.А., Амосова А.В., Бадаева Е.Д. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК SPELT 1 И SPELT52 ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ЭВОЛЮЦИИ ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ МЕТОДОМ ГИБРИДИЗАЦИИ IN SITU 29

Зощук С.А., Зощук Н.В., Бадаева Е.Д. ИССЛЕДОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ОВОГО СЕМЕЙСТВА ПОВТОРЯЮЩИХСЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ FAT1 31

Калаев В.Н., Логачева А.А. ЯДРЫШКОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ АВТОТРАНСПОРТНЫМ КОМПЛЕКСОМ 34

Калашник Н.А. КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮЖНОУРАЛЬСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА СОСНОВЫЕ (PINACEAE LINDL.) 34

Ким Е.С., НОСОВ Н.Н., МАЧС Э.М., ПУНИНА Е.О., РОДИОНОВ А.В. О РОДЕ *COLPODIUM* SENSU LATO (*POACEAE*): МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ 37

Коцеруба В.В., Пробатова Н.С., Франк Блаттнер. ПОЛИМОРФИЗМ *MILIUM EFFUSUM* L. (*POACEAE*) В ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АРЕАЛЕ ВИДА, ПО ДАННЫМ ITS СЕКВЕНИРОВАНИЯ РИБОСОМАЛЬНОЙ ДНК 39

Красильников Е.М., Родионов А.В. РОДА *QUILLAJA* С ДРУГИМИ ТАКСОНАМИ ПОРЯДКА *FABALES И ROSALES* ПО РЕЗУЛЬТАТАМ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЯДЕРНЫХ ITS И РАЙОНОВ *TRN*L-*TRN*F И *PSB*A–*TRN*H ГЕНОМА ХЛОРОПЛАСТОВ 42

Крюков А. А., Гельтман Д. В., Родионов А. В. МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОДРОДА *ESULA* РОДА *EUPHORBIA (EUPHORBIACEAE)* 45

Малаева Е.В., Кочиева Е.З., Рыжова Н.Н., Коновалова Л.Н., Молканова О.И. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ RAPD МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ СИСТЕМАТИКИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ АКТИНИДИИ . . . 47

Маслова Е.В. О МОЛЕКУЛЯРНОМ И МОРФОЛОГИЧЕСКОМ ИЗУЧЕНИИ ВИДОВ РОДА *GALEOPSIS* (LAMIACEAE) В ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ 50

Михайлова Ю.В., Мачс Э.М., Родионов А.В., Разживин В.Ю. ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ITS НЕКОТОРЫХ ОСТРОЛОДОЧНИКОВ КРАЙНЕГО СЕВЕРА 52

Носов Н.Н., КимЕ.С., Мачс Э.М., Пунина Е.О., Пробатова Н.С., Родионов А.В. АНАЛИЗ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ В РОДЕ *POA* L. S.L. ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ ITS1 И ITS2 ЯДЕРНОГО ГЕНА 45S РРНК 55

Перчук И.Н., Лоскутов И.Г. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СКАНДИНАВСКИХ СОРТОВ ОВСА ПОСЕВНОГО ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР 58

Полежаева М.А., Семериков В.Л. НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПЛЕЙСТОЦЕНОВОМ РЕФУГИУМЕ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ: МОЛЕКУЛЯРНЫЙ ПОДХОД 59

Потокина Е.К., Александрова Т.Г. МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОЛЕКУЛЯРНОГО МАРКИРОВАНИЯ 62

Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г. Кожевникова З.В., Кожевников А.Е., Баркалов В.Ю., Шатохина А.В., Чепинога В.В., Гнутиков А.А., Селедец В.П. ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЧИСЕЛ ХРОМОСОМ У ВИДОВ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ В 2006 – 2008 гг. . . . 65

Пунина Е.О., Мачс Э.М., Мордак Е.В., Мякошина Ю.А., Родионов А.В. РОД *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*) В РОССИИ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ: РЕВИЗИЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ КАРИОСИСТЕМАТИКИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ СИСТЕМАТИКИ 68

Райко М.П., Глускер Г.М., Родионов А.В. О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ В ТРИБЕ *PHALARIDEAE* 71

Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Мишанова Е.В. СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА PINUS L. (PINACEAE ADANS.) НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛКОВ СЕМЯН 72

Синицына Т.А., Фризен Н.В. ФИЛОГЕНИЯ И ФИЛОГЕОГРАФИЯ СЕКЦИИ RHIZIRIDEUM G. DON FIL. EX W.D.J. KOCH РОДА ALLIUM L. 74

Скворцов А.К., Беэр С.С., Шанцер И.А. ПОЛИМОРФИЗМ БАЛЬЗАМИЧЕСКИХ ТОПОЛЕЙ (*POPULUS* L. СЕКЦИЯ TACAMANACA) ПО ДАННЫМ ISSR МАРКИРОВАНИЯ 76

Тюпа Н.Б., Родионов А.В. ЭВОЛЮЦИОННО -КОНСЕРВАТИВНЫЙ ГЕН 5.8S РРНК В ГЕНОМЕ *AVENA* И ДРУГИХ ЗЛАКОВ 77

Федорова Т.А., Вознесенская Е.В., Ролсон Э.Х., Эдвардс Д.Э. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА CLEOMACEAE В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ МОРФОЛОГИИ, СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ С4 ФОТОСИНТЕЗА 79

Шнеер В.С. ИЗУЧЕНИЕ УЧАСТКОВ ГЕНОМА УТОЧНЯЕТ И ИЗМЕНЯЕТ НАШИ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВИДАХ И ВИДООБРАЗОВАНИИ У РАСТЕНИЙ 81

Юрцева О.В., Боброва В.К., Войлокова В.Н., Троицкий А.В. ФИЛОГЕНИЯ РОДА POLYGONUM L. S.STR. НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ITS1-2 ЯДЕРНОЙ РДНК 84

СЕКЦИЯ ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

ПОДСЕКЦИЯ СИСТЕМАТИКА

Гуреева И.И., Page C.N. ПРОБЛЕМЫ ТИПИФИКАЦИИ ОРЛЯКА 89

Дымшакова О.С. ЕСТЕСТВЕННАЯ И ИСКУССТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В КОМПЛЕКСЕ *SAXIFRAGA CERNUA* L. – *S. SIBIRICA* L. (СЕМ. *SAXIFRAGACEAE*) НА УРАЛЕ 91

Енущенко И.В. ОПЫТ ДРОБЛЕНИЯ РОДА *DESCHAMPSIA* BEAUV. СИБИРИ НА ГРУППЫ ВИДОВ ПО ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОМУ ПРИЗНАКУ 94

Ефимов П.Г. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГРАНИЦ РОДА *PLATANTHERA* (*ORCHIDACEAE – ORCHIDINAE*) И БЛИЗКИХ РОДОВ 95

Ефимова В.А. ИЗМЕНЕНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ФИЛОГЕНЕЗА 99

Ковтонюк Н.К. СЕКЦИЯ *CORTUSOIDES* BALF.F. РОДА *PRIMULA* L. ВО ФЛОРЕ РОССИИ 100

Крестовская Т.В. О ФИТОГЕОГРАФИИ РОДА STACHYS L. (LABIATAE) 102

Курбатский В.И. К ИЗУЧЕНИЮ ФИЛОГЕНИИ СЕКЦИЙ *MULTIFIDAE* (RYDB.) JUZ. И *NIVEAE* (RYDB.) JUZ. РОДА *POTENTILLA* L. 105

Михайлова М.А. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ CORYDALIS DC. (СЕМ. FUMARIACEAE) 106

Михеев А.Д. О СИМПАТРИЧЕСКОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ РОДОВ *PAPAVER* И *ROEMERIA* (*PAPAVERACEAE*) 109

Никифорова О.Д. ВИДЫ РЯДА *SIBIRICAE* РОДА *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*) 111

Николин Е.Г. ФЛОРА ЯНО-ИНДИГИРСКОГО РАЙОНА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЯКУТИЯ) 114

Овчинникова С.В. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВ ТРИБЫ *ERITRICHIEAE* (*BORAGINACEAE*) ЕВРАЗИИ 117

Орлова Л.В. К СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ РОССИЙСКИХ ВИДОВ СОСНОВЫХ (*PINACEAE* LINDL.) 120

Пименов М.Г. СИСТЕМАТИКА ЗОНТИЧНЫХ (*UMBELLIFERAE/APIACEAE*) НА ПЕРЕПУТЬЕ 123

Потемкин О.Н. ШИРОТНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЕЛИ СИБИРСКОЙ (*PICEA OBOVATA* LEDEB.): К ВОПРОСУ О СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИЙ И ТАКСОНОМИИ 126

Савинов И.А. СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ПОРЯДКА *CELASTRALES*: КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД 128

Селедец В.П., Пробатова Н.С. АНАЛИЗ ЭКОАРЕАЛОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ЗЛАКОВ (НА ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА) 130

Сосков Ю.Д., Кочегина А.А. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СОДЕРЖАНИИ ЗАКОНА ДИВЕРГЕНЦИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА 133

Сушенцов О.Е. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РОДА *PULSATILA* (MILL.) (*RANUNCULACEAE*) УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА 136

Телепова-Тексье М.Н. ВКЛАД В ИЗУЧЕНИЕ ОРХИДНЫХ ЛАОСА, КАМБОДЖИ И ВЬЕТНАМА: РОД *ACAMPE* LINDL. (*ORCHIDACEAE* JUSS.) 139

Цыренова Д.Ю. ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА АМУРСКИХ ВИДОВ РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) . . 140

Чупов В.С. ВОЗМОЖНАЯ ОБЩАЯ КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО ДАННЫМ СОВРЕМЕННОГО СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ 143

Шанцер И.А. ГИБРИДИЗАЦИЯ И СЕТЧАТАЯ ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ *ROSA*. 146

Шибнева И.В. ВИДЫ РОДА *LIPARIS* (*ORCHIDACEAE*) НА ЮГЕ МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ 148

Шурова Е.А. О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ ЯСКОЛОК НА УРАЛЕ 150

ПОДСЕКЦИЯ ФЛОРА

Алиев Х.У. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ БУКОВЫХ ЛЕСОВ ДАГЕСТАНА 152

Байков К.С. ФИТОХОРИОНЫ ЮЖНОЙ СИБИРИ 153

Болотова Я.В. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ 156

Вейсберг Е.И. ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ ГИДРОФИТОВ ВОДОЕМОВ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ 157

Виноградова Ю.К. ИНВАЗИОННЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ (ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ) 160

Гельтман Д.В. О НЕКОТОРЫХ СВЯЗЯХ ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО ПОЛУШАРИЯ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РОДА *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBIACEAE*) 162

Григорьевская А.Я., Прохорова О.В. СИНАНТРОПИЗАЦИЯ ФЛОРЫ ЦЕЛИННЫХ СТЕПЕЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ 165

Еленевский А.Г., Радыгина В.И. СРАВНЕНИЕ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ ФЛОР СРЕДНЕРУССКОЙ И ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТЕЙ 168

Золотарева Н.В. ФЛОРА РЕЛИКТОВЫХ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ УРАЛА НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ 169

Куликов П.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ЮЖНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ 172

Мамонтов А.К. КРЫМСКО-КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЮГО-ВОСТОКА БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ 176

Муртазалиев Р.А. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА 179

Сенников А.Н., Куртто А., Лампинен Р., Уотила П. ОБНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПРОЕКТА ATLAS FLORAE EUROPAEAE В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ 181

Сытин А.К. СТРУКТУРА БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АСТРАГАЛОВ КАВКАЗА 183

Цепкова Н.Л., Бондаренко С.В. Калашникова Л.М. НЕКОТОРЫЕ РЕДКИЕ И НОВЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ) 185

Читанава С.М. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ КОЛХИДЫ 187

Чкалов А.В. К ВОПРОСУ О ПОВОЛЖСКОМ ЭНДЕМИЗМЕ РОДА МАНЖЕТКА (*ALCHEMILLA* L.) 189

Шеримбетов С.Г. НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ОСУШЕННОГО ДНА АРАЛЬСКОГО МОРЯ 192

Шлотгауэр С.Д. ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ 194

Юрова Э.А. НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ 196

СЕКЦИЯ ПАЛЕОБОТАНИКА

Алексеев П.И. СОСТАВ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ ФЛОРЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ АНТИБЕС (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ) 199

Афонин М.А., Блохина Н.И. ИСКОПАЕМЫЕ ДРЕВЕСИНЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *QSEQUOIOIDEAE* (*CUPRESSACEAE*) ИЗ МЕЛОВЫХ И ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ 201

Блохина Н.И., Афонин М.А., Бондаренко О.В. ИСКОПАЕМАЯ КЕТЕЛЕЕРИЯ (СОСНОВЫЕ) НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ 203

Головнёва Л.Б. ОБРАЗОВАНИЕ ПОЗДНЕМЕЛОВОЙ БОРЕАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЦВЕТКОВЫХ В СЕВЕРНОЙ АЗИИ 206

Маслова Н.П. РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПЛАТАНОИДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ЛИСТЬЯМ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ОРГАНАМ: ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАХОДОК 209

Носова Н.В. МЕЗОЗОЙСКИЙ РОД *PODOCARPOPHYLLUM* GOMOLITZKY (*CONIFERALES*) 211

Озеров И.А., Жинкина Н.А., Мачс Э. М., Украинцева В.В., Родионов А.В. РЕАКЦИЯ ФЁЛЬГЕНА КАК НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ИССЛЕДОВАНИЯ ДНК-СОДЕРЖАЩИХ СТРУКТУР В ТКАНЯХ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ 213

Попова С.С. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ *VITACEAE* 214

Тропина П.Д. О СЕМЕНАХ *Lysimachia* и *Naumburgia* (*Primulaceae*) из ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ и ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ 215

Чухина И.Г., Шилов М.В. РАЗНООБРАЗИЕ ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕВЕКОВОЙ ЛАДОГИ (ПО КАРПОЛОГИЧЕСКИМ НАХОДКАМ) 218

СЕКЦИЯ КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ

Абдуллатипов Р.А. ИНТРОДУКЦИОННЫЙ АНАЛИЗ КОЛОННОВИДНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА 223

Ахматова З.П., Карданов А.Р. АБРИКОС – ПЕРСПЕКТИВНАЯ ПЛОДОВАЯ КУЛЬТУРА В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА 225

Белова Т.А. РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ИЗМЕНЕНИИ КОНКУРЕНТНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВНУТРИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ МОНОКУЛЬТУРЫ *GLYCINE MAX* (L.) MERR. 228

Вержук В.Г., Бурмистров Л.А., Мурашев С.В., Белова А.Ю. РАЗРАБОТКА ТЕХНОЛОГИЙ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ И ПОЛУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТОГО РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ 230

Газиев М. А., Асадулаев З. М. НОВЫЙ МЕТОД ИНТРОДУКЦИОННОГО ИЗУЧЕНИЯ СОРТОВ ЯБЛОНИ И ГРУШИ 232

Дзюбенко Н.И., Смекалова Т.Н., Чухина И.Г., Дзюбенко Е.А., Малышев Л.Л. СОЗДАНИЕ АРЕАЛОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ 234

Дибиров М.Д., Анатов Д.М. ИТОГИ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ СОРТОВ ТРИТИКАЛЕ ВДОЛЬ МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЙ ВЫСОТНОГО ГРАДИЕНТА 236

Жуманиязов А., Раззаков К. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ИНТРОДУЦИРУЕМЫХ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА В УСЛОВИЯХ ХОРЕЗМСКОГО ОАЗИСА 238

Жуманиязова М.П., Сафарова Н.К., Аннамуратова Д.Р. РОСТ, РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕТРАДИЦИОННЫХ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В УЗБЕКИСТАНЕ 240

Киру С.Д. ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ КУЛЬТУРНОГО ВИДА КАРТОФЕЛЯ SOLANUM ANDIGENUM JUZ. ET BUK. ПО ФЕНОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ 243

Крылова Е.А., Овчинникова А.Б., Смекалова Т.Н., Гавриленко Т.А., Новикова Л.Ю. АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОБРАЗЦОВ КУЛЬТУРНЫХ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ДИКИХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВНИИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА 245

Немова Е.М. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИСТОРИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И РАЗВИТИЯ РОДОВ *LAUROCERASUS* MILL. И *PADUS* MILL. ПОДСЕМЕЙСТВА *PRUNOIDEAE* FOCKE 247

Смекалова Т. Н. СИСТЕМАТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМАМИ СОХРАНЕНИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ 250

Тихонова О.А., Смекалова Т.Н. ДИКОРАСТУЩИЕ ВИДЫ СМОРОДИНЫ В ЭЛЕКТРОННОМ АТЛАСЕ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ РАСТЕНИЙ И ВРЕДНЫХ ОБЪЕКТОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ 253

Турсумбекова Г. Ш. СЕГЕТАЛЬНАЯ ФЛОРА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР И ЕЕ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ И КАЗАХСТАНА 256

Шипилина Л.Ю. ДИКОРАСТУЩИЕ РОДИЧИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ 258

СЕКЦИЯ БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ И ФАРМАКОГНОЗИЯ

Анцупова Т.П., Павлова Е.П. СЫРЬЕВЫЕ РЕСУРСЫ ШИПОВНИКА НА ТЕРРИТОРИИ БУРЯТИИ 263

Бадритдинов Р.А. НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА FESTUCA ARUNDINACEA (POACEAE), ВЫРАЩИВАЕМОЙ В НОВОСИБИРСКЕ. 263

Борисова Н.И. РЕСУРСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ БРУСНИКИ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ 266

Бутина Н.А. ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ У *ULMUS PUMILA* L. И *U. MACROCARPA* HANCE 268

Ветчинникова Л.В., Кузнецова Т.Ю. КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА: СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ И ИХ ОХРАНА 270

Гилева М.В. СЫРЬЕВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОСОБЕЙ *PHLOJODICARPUS SIBIRICUS* (STEPH. EX SPRENG.) K.-POL. (CEM. *APIACEAE*) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ 273

Гравель И.В., Яковлев Г.П. ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ ЭКОТОКСИКАНТОВ В СЫРЬЕ КРАПИВЫ ДВУДОМНОЙ 275

Егошина Т.Л. ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ И РЕСУРСЫ *SORBUS AUCUPARIA* В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ 277

Зиэп Т.Т. Нго, Жохова Е.В., Буданцев А.Л. ИЗУЧЕНИЕ ТЕРПЕНОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ПУСТЫРНИКА ЯПОНСКОГО 280

Илюшечкина Н.В. БИОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *VERONICA LONGIFOLIA* L. 283

Исаева Л.Г. УРОЖАЙНОСТЬ *EMPETRUM HERMAPHRODITUM* HAGER. В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ 286

Кулакова Ю.Ю., Зайко Л.Н. МОНИТОРИНГ РЕСУРСОВ ВИДОВ Р. *THYMUS* НА ТЕРРИТОРИИ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ 288

Костина Л.И. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ *SOLANUM TUBEROSUM* L. SUBSP. *CHILOENSE* (A.DC.) KOSTINA (АБОРИНЕННЫЕ СОРТА ЧИЛИ) 291

Куркин В.А., Правдивцева О.Е. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ФИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЫРЬЯ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ *HYPERICUM* L. 292

Нечаев А.А., Тагильцев Ю.Г., Колесникова Р.Д. ПИЩЕВЫЕ И ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОСВОЕНИЕ 294

Никитина Е.В., Стрельцина С.А., Конарев А.В., Дзюбенко Н.И. СОДЕРЖАНИЕ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ У ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ (*MEDICAGO SATIVA* L.) 297

Ткаченко К.Т., Ткачев А.В. О КОМПОНЕНТНОМ СОСТАВЕ ЭФИРНЫХ МАСЕЛ *DRACOCEPHALUM MULTICOLOR*, *MYRICA TOMENTOSA* И *PANZERINA LANATA* 300

Токарев П.Н., Антипин В.К. ГЕОИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ В БОТАНИЧЕСКОМ РЕСУРСОВЕДЕНИИ КАРЕЛИИ 301

Тухватуллина Л.А. БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ ДИКОРАСТУЩИХ ЛУКОВ БАШКОРТОСТАНА В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ 304

Шарыгина Ю.М. ПРИМЕНЕНИЕ БИОГУМУСА В ПЛАНТАЦИОННОЙ КУЛЬТУРЕ *RHODIOLA ROSEA* L. В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ 306

Шеленга Т.В., Леонова С.В., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Карлосон А., Стим С. СОДЕРЖАНИЕ МАСЛА В ОБРАЗЦАХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ОВСА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР ИМ. Н.И. ВАВИЛОВА И ЕГО КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА 308

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Абрамова Т.И. ОБНАЖЕНИЯ МЕЛА – ОСОБО ОХРАНЯЕМЫЕ ПРИРОДНЫЕ ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ ЧАСТИ НИЖНЕГО ДОНА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) 313

Агеева А.М., Силаева Т.Б. СТЕПНАЯ ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ДОЛИНЫ РЕКИ ПАРЦА 315

Багмет Л.В., Смекалова Т.Н. МОБИЛИЗАЦИЯ ДИКОРАСТУЩИХ РОДИЧЕЙ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ РОССИЙСКОГО КАВКАЗА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ИХ СОХРАНЕНИЯ 316

Белолюбская С.Б., Данилова Н.С. ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ЯКУТСКА 318

Беркутенко А.Н. РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ: ВЗГЛЯД ЧЕРЕЗ 20 ЛЕТ 321

Боронникова С.В. УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ 323

Быченко Т.М. СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ОРХИДНЫХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ 326

Ван В.М. ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В КОМСОМОЛЬСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ . . 329

Владыкина Н.С., Казакова М.В. К ИЗУЧЕНИЮ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ УЯЗВИМОСТИ ВИДОВ КРАСНОЙ КНИГИ РЯЗАНСКОЙ ОБЛАСТИ 331

Гафурова М.М. К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ, ПОДЛЕЖАЩИХ ОХРАНЕ, НА ОСНОВЕ ХАРАКТЕРИСТИК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ 334

Глазунов В.А. НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ 336

Горбунов Ю.Н. БОТАНИЧЕСКИЕ САДЫ РОССИИ И РЕИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ 338

Гусев А.В. ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ 341

Игошева Н.И. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ОРХИДНЫХ В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ 344

Казакова М.В. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОХРАНЯЕМОГО КОМПОНЕНТА РЕГИОНАЛЬНЫХ ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ 10 ОБЛАСТЕЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ) 437

Клинкова Г.Ю., Луконина А.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЦИНГЕРИИ БИБЕРШТЕЙНА (*ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (CLAUS) P. SMIRN.) В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ 349

Конева Н.В., Сенатор С.А., Саксонов С.В. РАРИТЕТНАЯ ФРАКЦИЯ САМАРСКОЙ ФЛОРЫ 352

Конечная Г.Ю. РОЛЬ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «СЕБЕЖСКИЙ» В СОХРАНЕНИИ ФЛОРЫ ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ 354

Коркишко Р.И., Кожевникова З.В., Кожевников А.Е. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРИМОРСКОГО КРАЯ 356

Крайнюк Е.С. КЛЮЧЕВЫЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ТЕРРИТОРИИ КРЫМА 359

Краснопевцева А.С., Мартусова Е.Г., Краснопевцева В.М. ТУНКИНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК – УНИКАЛЬНАЯ БОТАНИЧЕСКАЯ ТЕРРИТОРИЯ 361

Крейле В.Л. МЕРОПРИЯТИЯ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СУХИХ СУБКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ЛЕСОВ ЛАТВИИ 362

Мельникова А.Б. К ВОПРОСУ ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ) 365

Немчинова А.В. ЛЕСА ВЫСОКОЙ ПРИРОДООХРАННОЙ ЦЕННОСТИ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ 368

Нестеренко М.А., Колдаева М.Н. РЕДКИЕ ВИДЫ РОДА *ACONITUM* L. В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ФЛОРЕ 371

Пересторонина О.Н., Савиных Н.П. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ 374

Плотникова И.А. ОРХИДНЫЕ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ (КОРНЕВИЩНЫЕ ВИДЫ) 376

Подгаевская Е.Н. СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *DIANTHUS ACICULARIS* FISCH. EX LEDEB. И *OXYTROPIS PONOMAREVII* KNJASEV В ГОРНЫХ СТЕПЯХ УРАЛА. 378

Попова О.А. РЕДКИЕ РАННЕЦВЕТУЩИЕ РАСТЕНИЯ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ 380

Рубцова Т.А., Зайцева Н.В. МОНИТОРИНГ РЕДКИХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ 383

Савельева Л.И. ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ВО ВРЕМЕНИ И ПРОБЛЕМЫ ЕГО СОХРАНЕНИЯ 385

Саутин Е.А. AEGOPODIUM LATIFOLIUM TURCZ. – ЭНДЕМ, РЕЛИКТ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ 386

Тарасова Е.М. РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТЬ ФЛОРЫ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ 388

Туганаев В.В., Бухарина И.Л. ГЛОБАЛЬНОЕ ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА И СТРАТЕГИЯ СОХРАНЕНИЯ ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ 391

Фадеева И.А. МЕСТОПОЛОЖЕНИЕ, СОСТОЯНИЕ И ОХРАНА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ, НАХОДЯЩИХСЯ НА ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА, ЛИБО ЗА ЕЁ ПРЕДЕЛАМИ 393

Федяева В.В., Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н. ПОПУЛЯЦИИ ОХРАНЯЕМЫХ ОБЛИГАТНЫХ МЕЛОВИКОВ НА СРЕДНЕМ ДОНУ (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ) 395

Филимонова Т.В. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОХРАНА АБОРИГЕННЫХ ВИДОВ РОДА *ALCHEMILLA* L. В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ 398

Чистякова А.А. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРИНЦИПЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ 401

Шадрин В.А. ВОДОРАЗДЕЛЫ, БИОРАЗНООБРАЗИЕ, РЕЗЕРВАТЫ 402

Шереметова С.А., Буко Т.Е. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ РАСТЕНИЯ ГОРНОЙ ШОРИИ 405

Юрицына Н.А. О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НУЖДАЮЩИХСЯ В ОХРАНЕ ВИДАХ РАСТЕНИЙ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ 407

Научное издание

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 3

МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА И БИОСИСТЕМАТИКА
ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ
ПАЛЕОБОТАНИКА
КУЛЬТУРНЫЕ И СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ
БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ ИФАРМАКОГНОЗИЯ
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Ответственные за выпуск:
Крышень А.М.
Сысоева М.И.
Тимофеева В.В.

Фото И. Георгиевского
Рисунок на обложке *Т. Анненкова*

Сдано в печать 00.00.08 г. Формат 60x84 1/8. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 48,7. Усл. печ. л. 49,0. Тираж 400 экз.
Изд. № 107. Заказ № 738.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50